This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

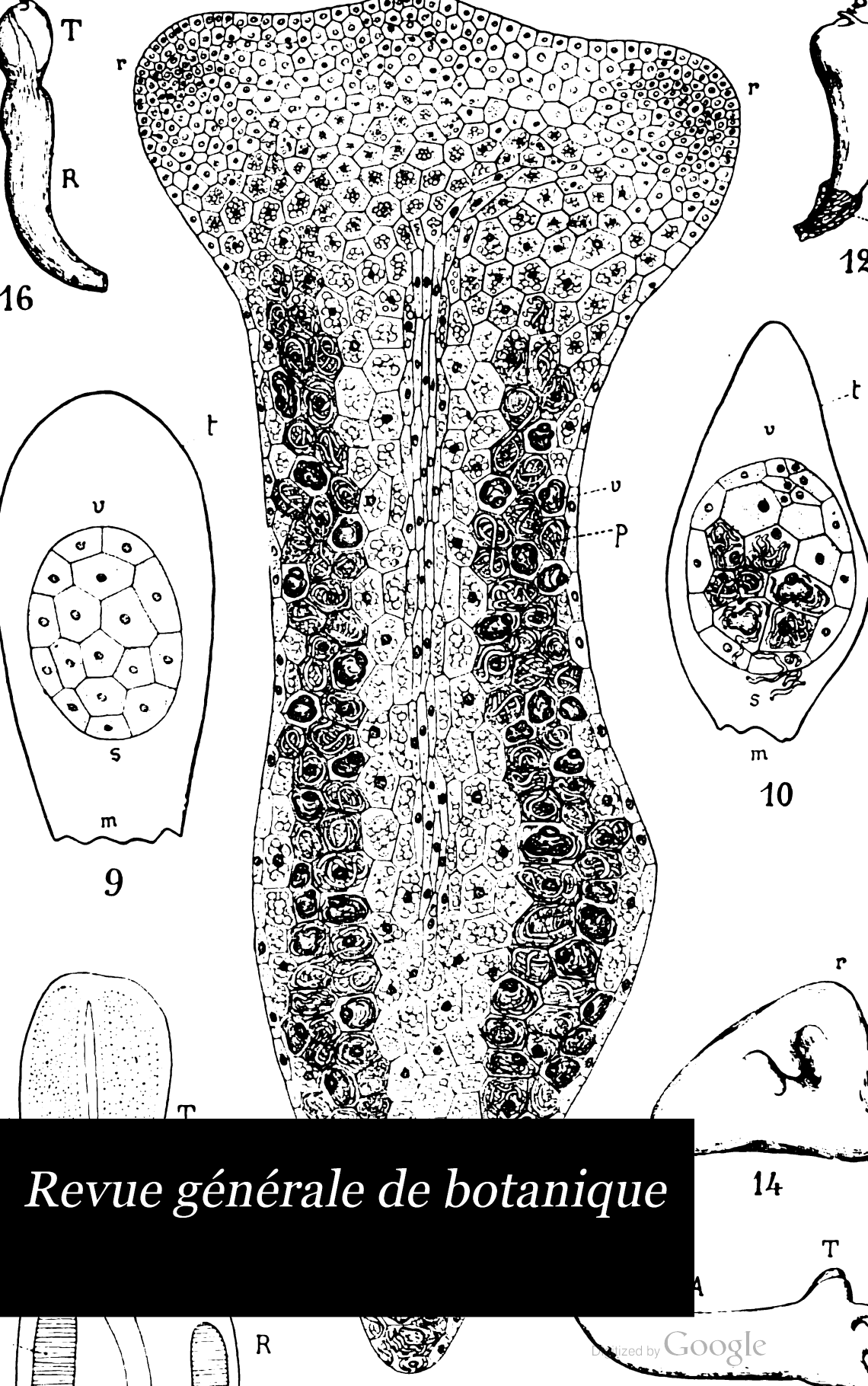
Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`



Revue générale de botanique

Digitized by Google

3 2044 106 332 992

Per F
R-11

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

Digitized by Google

LILLE. — IMPRIMERIE LE BIGOT FRÈRES

Digitized by Google

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME QUATORZIÈME

PARIS

PAUL DUPONT, ÉDITEUR

4, RUE DU BOULOI, 4

—

1902

Digitized by Google

Digitized by Google

ÉTUDES SUR LA TUBÉRISATION

par M. Noël BERNARD.

INTRODUCTION

I

La vie en commun des animaux et des plantes supérieures avec des végétaux inférieurs (Nostocacées, Bactériacées ou Champignons) apparaît de plus en plus comme un phénomène d'une grande généralité. Il semble au moins très rare qu'un être ne soit pas au cours de sa vie infesté à quelque moment par certains de ces microorganismes. Dans l'étude de ces infections, il est commode et généralement possible de distinguer deux cas.

L'infection peut être *accidentelle* et ne se rencontrer que chez un certain nombre d'êtres, tandis que d'autres êtres de la même espèce ne la présentent pas. Les individus atteints se distinguent alors des autres individus de l'espèce par des caractères spéciaux considérés comme les symptômes d'une maladie. Ces *symptômes indicateurs* permettent en général de reconnaître facilement les infections accidentelles ; ils ont de bonne heure attiré l'attention, et, dans l'étude des infections, on s'est tourné tout d'abord vers les maladies microbiennes.

Mais il y a aussi des cas où l'infection est *normale* : tous les êtres de la même espèce la présentent dans la nature. Si, dans ce cas, l'infection a encore pour conséquence l'apparition de certains caractères chez les êtres atteints, ces caractères doivent exister, comme l'infection même, chez tous les individus de l'espèce, *ils ont dû forcément être considérés comme des caractères spécifiques*. En un mot, s'il y a des *symptômes*, ce ne sont plus des symptômes indicateurs permettant de prévoir immédiatement l'infection. Il y a là pour la reconnaissance des infections normales une difficulté réelle, qui

Digitized by Google

peut à elle seule expliquer que l'on soit relativement peu avancé dans leur étude.

De nombreux cas d'infection normale sont aujourd'hui connus chez les végétaux ; j'en prendrai pour préciser seulement trois exemples.

Les racines des Légumineuses sont toujours infestées par un bacille ; aux points atteints se produisent des nodosités qui sont un symptôme facilement appréciable de l'infection.

Les radicelles des arbres forestiers sont généralement enveloppées d'un manchon de mycélium qui reste localisé à leur extérieur ; les radicelles infestées présentent des ramifications nombreuses, courtes et renflées ; cette conformation spéciale, dite *coralloïde*, a été indiquée par Frank comme un symptôme de l'infection.

Les nodosités des racines, ou leur aspect coralloïde sont des déformations se produisant au lieu même de l'infection ; elles ont été facilement reconnues comme symptômes bien que, par leur extrême diffusion dans les espèces ou les familles atteintes, elles eussent pu constituer des caractères spécifiques ayant quelque valeur. Mais il existe des cas où de semblables symptômes immédiatement appréciables font défaut. C'est ce qui se produit dans les cas *d'infection par des champignons filamenteux endophytes*, dont quelques-uns seront étudiés dans ce travail.

Il importe en effet de remarquer que les infections de ce type, très répandues chez les végétaux, n'ont été connues tout d'abord que par des travaux patients de statistique. L'examen microscopique des racines a seul permis de reconnaître les plantes infestées et celles qui ne le sont pas, sans qu'aucun caractère extérieur parût à première vue, distinguer les unes des autres.

Peu après les premiers travaux de Frank (1), qui mettaient en évidence la fréquence et l'importance des associations de plantes supérieures et de champignons, Wahrlich (2) montra, par une statistique portant sur plus de 500 Orchidées, que la présence de champignons endophytes est normale pour les plantes de cette famille ; Schlicht (3) examina à cè point de

(1) B. Franck. — Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdischer Pilze (*Berichte der deutschen bot. Gesellschaft*, 1885).

(2) Wahrlich. — Beitrag zur Kentniss der Orchideenwurzelpilze. (*Bot. Zeit.*, 1886).

(3) Schlicht. — *Berichte der deutschen, bot. Ges. 1888.*

Digitized by Google

vue un grand nombre de plantes herbacées prises au hasard; Janse (1), par l'étude de plantes appartenant aux diverses familles existant dans une forêt tropicale, reconnut une infection dans 69 cas sur 75. Dans un récent mémoire, E. Stahl (2) donne une statistique étendue des cas connus jusqu'ici et en ajoute de nouveaux; j'aurai moi-même à en indiquer quelques-uns.

En relevant dans ces diverses statistiques les cas d'infection par des endophytes, on se trouve en présence d'une liste comprenant les plantes les plus diverses (Muscinées, Cryptogames vasculaires, Phanérogames), dont aucun caractère particulier n'avait fait en général soupçonner l'infection.

Ceci paraît ne pouvoir s'expliquer que de deux manières : ou bien ces infections normales ne sont accompagnées d'aucun symptôme facilement appréciable; ou bien elles ont pour symptômes des caractères *constants* que nous avons l'habitude de considérer comme héréditaires ou spécifiques et dont, par cela même, l'importance comme caractères *indicateurs* ne nous apparaît pas.

La première de ces hypothèses m'a de tout temps paru difficilement admissible. Je suis parti de la seconde, dont j'espère montrer ici la légitimité, et je me suis proposé de chercher *quels sont les symptômes de ces infections normales par des champignons endophytes.*

II

Quelques plantes de la famille des Orchidées m'ont fourni les premiers et les plus importants matériaux pour cette recherche. L'infection normale est de règle pour toutes les plantes de cette famille; on ne peut donc pas songer à découvrir les symptômes de cette infection en comparant soit des plantes de la même espèce, soit des plantes d'espèces voisines. Mais il arrive, c'est le cas pour les Ophrydées, qu'une même plante au cours de sa vie s'affranchit de l'infection à des époques bien déterminées ; on peut alors comparer ce qui se passe pendant deux périodes successives : avant et après la contamination. De cette comparaison il résulte avec une entière évidence que la plante a deux modes de développement

(1) Janse. — Les endophytes radicants de quelques plantes javanaises. (*Ann. du jardin de Buitenzorg.* XIV).

(2) E. Stahl. — Der Sinn der Mycorhizenbildung. (*Pringsheim's Jahrb.* 1899).

Digitized by Google

bien distincts, suivant qu'elle est ou non infestée. Le mode de développement spécial qui apparaît comme lié à l'infection d'une façon régulière, sera ici désigné par le terme de *tubérisation*, il est caractérisé par *un retard dans la différenciation histologique et morphologique des points végétatifs ou des bourgeons coïncidant avec la mise en réserve des aliments non utilisés pour la différenciation.*

Par une recherche de Biologie comparée, étendue à des cas divers, j'espère montrer que la tubérisation ainsi comprise est une conséquence et un symptôme de l'infection *dans le cas bien défini d'infection des racines par des champignons filamenteux endophytes spécifiquement voisins de ceux des Orchidées.* C'est à peu près uniquement à établir ce point que je m'attacherai. Dès à présent il m'importe de dire que je n'ai ainsi traité qu'en partie la question générale des symptômes de l'infection telle que je l'ai posée : dans les cas que j'étudie il peut y avoir d'autres symptômes; il doit s'en présenter de nouveaux dans des cas différents. L'étude d'un symptôme unique, faite pour quelques cas, pourra montrer qu'on est en droit de rechercher les symptômes des infections normales chez les végétaux supérieurs parmi certains de leurs caractères spécifiques importants.

Je me suis placé, pour cette étude, à un point de vue très immédiat : c'est à des descriptions que la partie la plus importante de ce travail est consacrée ; c'est à des travaux purement descriptifs, tels que ceux d'Irmisch, que j'ai eu le plus souvent à me reporter.

Pour ne pas compliquer ces descriptions d'hypothèses préliminaires, je me suis écarté dès l'abord des notions devenues classiques de *saprophytisme* et de *symbiose* qui servent souvent à grouper des faits analogues à ceux que j'étudie. Ces deux notions ont été liées tout d'abord l'une à l'autre par les recherches de Drude (1) et de Kamiensky (2) sur le *Monotropa Hypopitys* et le *Neottia Nidus-avis.* Ces plantes décolorées, incapables d'assimilation chlorophyllienne, tirent manifestement tout leur aliment de l'humus où elles vivent : ce sont des *plantes saprophytes* typiques. Elles sont toujours associées à des champignons, et cette

(1) O. Drude. — Die Biologie von *Monotropa Hypopitys* und *Neottia Nidus-avis* Göttingen 1873.

(2) Kamiensky. — Les organes végétatifs du *Monotropa Hypopitys.* (*Mémoires de la Soc. des Sc. nat. et math. de Cherbourg.* T. XXIV. 1882).

Digitized by Google

coïncidence remarquable a pu rendre un moment vraisemblable que la présence des champignons fût indispensable pour ce mode particulier de nutrition. On a vu là un cas de *symbiose*, ce mot étant pris au sens « d'association de deux êtres spécifiquement distincts qui harmonisent leurs fonctions pour le plus grand bien de la communauté. »

On sait aujourd'hui qu'un grand nombre de plantes capables d'assimilation chlorophyllienne hébergent des champignons dans leurs racines, et il devient fort discutable que ces champignons aient un rôle utile pour l'alimentation. Frank (1), Janse, Stahl, qui ont cherché à préciser ce rôle utile, sont arrivés à des hypothèses très diverses; Groom (2) compare au contraire les champignons endophytes associés aux plantes supérieures à de véritables parasites. Sans qu'il soit nécessaire de trancher la question, on est au moins en droit de ne pas employer, dans le cas dont je m'occupe, le mot *symbiose* qui, dévié de son sens étymologique, implique une hypothèse finaliste inutile.

L'idée d'une symbiose en vue de la nutrition entre champignons et plantes supérieures a fait considérer d'autre part comme saprophytes un nombre de plantes de plus en plus considérable; l'existence de transitions ménagées entre les plantes saprophytes décolorées et les plantes vertes permet cette généralisation. A côté des plantes saprophytes typiques dépourvues de chlorophylle (plantes holosaprophytes), Johow (3) distingue des plantes vertes plus ou moins saprophytes (plantes hémisaprophytes) et l'on se trouve amené de jour en jour à étendre le nombre de celles-ci. La notion de saprophytisme, en devenant ainsi de plus en plus compréhensive, a perdu beaucoup de sa netteté primitive; il semble actuellement illusoire de chercher à fonder une classification des plantes sur leurs modes de nutrition dans les cas justement où ces modes nous sont le plus mal connus.

En disant qu'il y a *infection normale* dans le cas où l'on trouve toujours, pour les plantes d'une même espèce, les tissus envahis de la même manière par un même champignon, je n'ai pas eu d'autre but

(1) *Berichte der deutschen bot. Ges.*, 1891.

(2) Groom. — On Thismia aseræ and its mycorrhiza. (*Ann. of Botany*, IX).

(3) Johow. — Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. (*Pringsheim's Jahrb.* XX).

Digitized by Google

que de revenir à un langage simplement et exactement descriptif, et c'est au moins une question de fait, qui peut être tranchée avec certitude, que de savoir si une plante est infestée ou si elle ne l'est pas.

III

Pour terminer cette introduction, il me reste à rappeler ou à établir quelques faits généraux relatifs à l'infection normale par des endophytes dans les cas que j'étudierai.

Il sera ici surtout question des Orchidées qui font le sujet principal de mon étude ; Wahrlich a le premier établi que toutes les plantes de cette famille sont normalement infestées : sa statistique, portant sur plus de 500 espèces, qui venait confirmer et permettait d'étendre diverses observations antérieures, a mis le fait hors de doute. Les confirmations apportées au travail de Wahrlich sont devenues si nombreuses que j'ai à peine besoin de dire que je n'ai jamais trouvé d'exception à l'infection des racines pour les Orchidées que j'ai étudiées : *l'infection normale des Orchidées est un fait établi.*

L'examen microscopique des organes atteints permet en général de reconnaître très facilement l'infection. Dans les cellules qui viennent d'être atteintes, les filaments restent bien distincts et forment des pelotons de plus en plus serrés. Dans des cellules infestées depuis longtemps, il arrive le plus souvent que le peloton mycélien est digéré et dégénère : il se réduit alors à une masse irrégulièrement arrondie, jaunâtre, brunissant par l'iode, contre laquelle le noyau de la cellule, plus ou moins déformé, se trouve généralement appliqué. Cette interprétation, donnée tout d'abord par Cavara (1), Chodat et Lendner (2), Dangeard et Armand (3), et confirmée depuis, ne saurait laisser place au doute après un examen attentif des préparations. Wahrlich avait considéré ces masses de dégénérescence comme des spores ; Drude (4), Reinke (5), Molberg (6) les avaient prises pour des masses mucilagineuses ou résineuses.

(1) Ipertrophie ed anomalie in sequito a parassitismo vegetale. (*Institut. R. de Pavie* ; 1896).

(2) Sur les mycorhizes du *Listera cordata*. (*Rev. mycolog.* 1898).

(3) Observations de Biologie cellulaire (Mycorhizes d'*Ophrys aranifera*). (*Rev. mycolog.* 1898).

(4) *Loc. cit.*

(5) *Flora* 1873, p. 145.

(6) *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft.*, Bd. XVII, p. 519.

Digitized by Google

propres aux racines d'Orchidées. L'aspect de ces vieilles cellules infestées n'a même pas échappé à des auteurs qui se préoccupaient peu d'histologie : Irmisch les signale dans des plantules, Fabre les remarque et les considère comme des cellules contenant une pelote de bassorine.

Ces remarques sont utiles à relever quand on fait la bibliographie des questions relatives aux Orchidées, dans des mémoires antérieurs à celui de Wahrlich. Bien que l'infection n'ait pas été à cette époque explicitement reconnue, les descriptions qui signalent et interprètent de diverses manières les cellules à peloton dégénéré ne peuvent pas laisser de doute sur l'existence de l'infection. C'est ainsi que dans l'étude des plantules, en me reportant à des descriptions de Irmisch, de Fabre et de Prillieux, je pourrai considérer l'infection comme reconnue par ces auteurs sans qu'ils en aient donné de descriptions explicites. L'infection est délicate à reconnaître dans certains cas, surtout quand il s'agit de plantules de petite taille, récemment infestées, et n'ayant pas de cellules à peloton digéré. Ayant eu à faire des recherches dans de semblables cas, je me suis servi de coupes en série colorées à la safranine, à l'hématoxyline ou au brun Bismark. Pour les plantules de petite taille ou les racines de très faible diamètre, j'ai eu de bons résultats en laissant macérer les matériaux dans l'hydrate de chloral sirupeux, en colorant par le bleu d'aniline, qui ne se fixe guère que sur les champignons, et en examinant, sans coupes, par transparence. Il m'importe ici seulement de noter que *l'infection en général se reconnaît avec une extrême facilité chez les Orchidées qui sont des matériaux de choix pour son étude*, et que *les descriptions les plus sommaires au point de vue histologique permettent le plus souvent de savoir si elle existait dans les cas observés.*

Wahrlich a montré que les endophytes des Orchidées peuvent vivre hors de ces plantes, en saprophytes, et se cultiver dans des milieux nutritifs divers. Ils présentent alors deux sortes de spores caractéristiques : des conidies allongées, arquées et cloisonnées (spores Fusarium) et des chlamydospores arrondies, à membrane épaisse et souvent brune, contenant des gouttelettes d'huile, et fréquemment disposées à la suite les unes des autres au nombre de deux à cinq (mégalospores de Wahrlich) (fig. 1, page 14). Bien que les expériences de Wahrlich n'aient pas été à l'abri de toute cause

Digitized by Google

d'erreur et que les résultats qu'il annonçait aient pu être contestés, un grand nombre d'auteurs se sont rangés à son avis. Après les confirmations données par Chodat et Lendner et par Vuillemin (1), qui a observé la formation de chlamydospores dans les poils radicaux de plantes vivantes, ces résultats ont pu être considérés comme établis.

Il n'est cependant pas inutile de dire que j'ai vérifié ces résultats en employant la technique des cultures pures. Les endophytes se développent bien sur pomme de terre, sur carotte et dans divers bouillons sucrés. J'ai des cultures pures d'endophytes des espèces suivantes : *Cattleya labiata*, *Lœlia cinnabarina*, *Lœlia Dayana*, *Bletia hyacinthina*, *Cypripedium insigne* (et diverses variétés horticoles). *Phalænopsis Schilleriana*, *Oncidium ornithorrhynchum*, *Ophrys arachnites*, *Ophrys aranifera*, *Loroglossum hircinum*, *Orchis montana*, *Epipactis palustris*, *Epipactis latifolia*, *Listera ovata*, *Limodorum abortivum*, *Neottia Nidus-avis*. Il est facile d'obtenir ces cultures en laissant les racines dans de l'eau courante, ou en les abandonnant, après les avoir lavées à l'eau stérile, dans des cristallisoirs stérilisés. Pour les grosses racines charnues j'ai pu, sans tuer les endophytes, aseptiser la surface par des lavages au sublimé à 1 °/₀; puis, après plusieurs lavages à l'eau stérile, je les ai laissées soit dans l'eau stérilisée, soit dans des bouillons nutritifs. Les racines traitées de l'une ou l'autre de ces manières ne tardent pas à se couvrir de mycélium qu'il n'y a plus qu'à prélever pour les semis. On obtient ainsi presque à coup sûr dans la culture un seul champignon, les bactéries étant les seules impuretés difficiles à éviter; un second semis à partir de la culture initiale donne très généralement le champignon en culture pure. En faisant des essais répétés, on obtient toujours le même champignon à partir d'une plante donnée; il n'y a donc pas à douter que ce champignon soit bien l'endophyte. D'ailleurs, en coupant les racines qui ont servi au semis, on peut s'assurer que les pelotons mycéliens de l'intérieur des cellules sont bien en continuité avec le mycélium qui s'est développé à l'extérieur.

Tous les champignons que j'ai ainsi cultivés présentent les deux formes de spores décrites par Wahrlich. Les filaments fructifères

(1) *Bulletin des Séances de la Société des Sc. Nat. de Nancy*, 15 nov. 1889.

Digitized by Google

qui donnent les conidies en Fusarium s'agglomèrent dans les cultures âgées et les spores accumulées forment le plus souvent, à la surface du milieu de culture, des masses d'aspect plus ou moins gélatineux, facilement reconnaissables. Il faut noter cependant des différences assez grandes pour un même endophyte cultivé sur plusieurs milieux à partir de cultures diversement avancées : tantôt les spores Fusarium typiques sont très abondantes, le mycélium végétatif étant peu développé et les chlamydospores rares, tantôt, au contraire, le mycélium est abondant, les spores Fusarium rares, et les chlamydospores nombreuses. Enfin, quoique je n'aie jamais observé l'absence complète de la forme en Fusarium typique pendant toute la durée d'évolution d'une culture, j'ai remarqué souvent qu'un grand nombre des conidies produites variaient de la forme presque complètement arrondie à la forme allongée et arquée.

Les conditions précises de la variation de ces diverses formes ne me sont pas connues. Ces variations assez étendues des formes de spores de chaque endophyte atteignent l'ordre de grandeur des variations de formes qui s'observent en comparant des endophytes divers. Il serait au moins fort difficile de distinguer ces endophytes les uns des autres si l'on ne connaissait leur origine.

Wahrlich a obtenu des formes parfaites, pour les endophytes de deux espèces voisines d'Orchidées (*Vanda suavis*, *Vanda tricolor*) ; ces formes parfaites se rattachent au genre *Nectria* et constituent deux espèces distinctes de ce genre (*Nectria Vandae, Nectria Goroshankiniana*). J'ai eu l'occasion d'observer sur des racines de *Phalænopsis Schilleriana* laissées en boîte de Pétri, le développement de deux perithèces à ascospores. Dès semis de ces ascospores m'ayant donné la forme Fusarium, il n'est guère douteux que j'ai bien eu sous les yeux une troisième fructification ascosporée d'endophyte. Ces périthèces isolés, sans stroma, étaient ovoïdes, de couleur rose et d'aspect rugueux. Les asques groupées en bouquet, sans paraphyses, renfermaient huit ascospores disposées obliquement, régulièrement elliptiques, bi-cellulaires, ayant 8 à 9 μ de long sur 3 μ, 4 de large. D'après ces caractères des périthèces, les endophytes du *Phalænopsis Schilleriana* se rattachent au genre *Nectria,* comme ceux des *Vanda* observés par Wahrlich ; il est vraisemblable que c'est à ce genre ou à des genres très voisins que tous les endophytes

Digitized by Google

d'Orchidées devront être rapportés. Ces fructifications ascosporées de l'endophyte du *Phalænopsis* se distinguent nettement de celles que Wahrlich a décrites pour deux *Vanda* ; cet endophyte doit être rapporté à une troisième espèce de *Nectria*.

S'il n'est pas illégitime de généraliser l'indication que donnent ces trois cas, il y a lieu de penser que les endophytes des diverses espèces d'Orchidées sont spécifiquement distincts.

Il faut cependant retenir qu'il s'agit ici d'un problème de classification particulièrement complexe. On compte d'une part en effet plus de 6000 espèces d'Orchidées ; il est vraisemblable que tous les endophytes de ces plantes sont spécifiquement voisins de ceux qui ont été décrits d'abord par Wahrlich ; le mycologue qui posséderait la collection complète de ces endophytes serait sans aucun doute fort embarrassé pour en faire une classification.

D'autre part, des plantes autres que les Orchidées, en nombre considérable, sont infestées d'endophytes. La nature de ces endophytes est presque entièrement inconnue, mais il me paraît vraisemblable que, dans un grand nombre de cas, ce sont encore des cham-

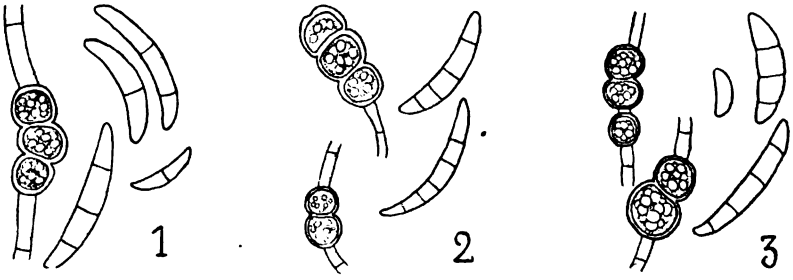


Fig. 1 à 3. — Chlamydospores et spreso en Fusarium des endophytes d'*Epipactis palustris* (1), de Ficaire (2), de Pomme de terre (3). Cultures pures. Dessins à la chambre claire. (Même grossissement = 590).

pignons très voisins des *Fusarium* de Wahrlich. La Ficaire et la Pomme de terre, en particulier, sont infestées de semblables champignons qui en culture pure ont les deux formes de spores (chlamydospores et spores en Fusarium), qui se rencontrent chez les endophytes d'Orchidées. Les figures 1, 2 et 3 permettront de juger de la similitude parfaite des spores d'endophytes dans ces deux cas et dans celui d'une Orchidée prise au hasard (*Epipactis palustris*).

Digitized by Google

J'ai, incidemment, cultivé des champignons endophytes provenant de racines d'autres plantes, qui sont vraisemblablement des endophytes normaux, et j'ai ainsi le plus souvent trouvé des formes manifestement très voisines de celles des endophytes d'Orchidées (1). Le fait que toutes les formes imparfaites de ces champignons ont deux formes de spores en commun met hors de doute qu'il s'agit bien là d'espèces voisines, qui devront être rattachées, sinon au seul genre *Nectria*, du moins à des genres peu éloignés. Il existe là, selon toute vraisemblance, un groupe très homogène de champignons dont le nombre et l'importance dans la nature sont presque entièrement insoupçonnés. Provisoirement, je n'ai cru pouvoir faire mieux que classer ces champignons d'après leur origine, en mettant sur les étiquettes de leurs tubes de culture le nom des plantes d'où ils provenaient.

Pour compléter l'ensemble de ces notions préliminaires, deux remarques générales me restent à faire sur la localisation des champignons endophytes chez les plantes qui en sont infestées.

Les organes contaminés paraissent être presque uniquement ceux qui ont un rôle dans l'absorption. C'est dans les racines que, normalement, les endophytes se trouvent; ils existent parfois dans les rhizomes qui paraissent avoir le rôle d'organes absorbants (*Neottia Nidus-avis*, diverses Orchidées sans racines, jeunes Ophrydées). Ils ne se propagent pas, en général, dans les tiges proprement dites, même dans leur partie souterraine; les feuilles, les fleurs, les fruits, paraissent en être toujours dépourvus. J'aurai à donner plusieurs exemples précis de cette localisation des endophytes dans des organes absorbants. Le fait que cette localisation est assez étroitement déterminée est de ceux qui peuvent porter à penser que les endophytes ont un rôle dans l'absorption ; mais c'est là faire une hypothèse, qui n'est nullement nécessaire, et des conditions immédiates peuvent suffire à régler cette localisation. Pénétrer les tissus d'une plante n'est pas, sans doute, pour un champignon, une opération sans difficultés ; on comprend aisément que cette pénétration ne puisse se faire qu'en certaines

(1) J'ai trouvé, en particulier, des endophytes ayant ces deux formes de spores dans les racines de diverses variétés de Tulipes, des Crosnes du Japon (*Stachys tuberifera*), d'une Linaire (*Linaria vulgaris*), de l'Asperge cultivée (*Asparagus officinalis*).

Digitized by Google

régions et par certains champignons capables de traverser en ces points la surface. *La surface des organes absorbants est pour les endophytes le seul point de pénétration qui paraisse possible,* ils traversent la base des poils absorbants, ou simplement la paroi externe des cellules voisines; s'ils s'étendent plus loin dans la plante, c'est de proche en proche, à partir des organes absorbants qu'ils ont pénétrés.

Une autre constatation qui a été souvent faite est que, quels que soient les organes infestés, on n'y trouve pas d'endophytes dans les points végétatifs. Les endophytes ne pénètrent les cellules d'un tissu que quand celles-ci ont atteint à peu près leur maximum de taille. D'autre part, comme je l'ai dit déjà, les cellules atteintes ne croissent ni ne se divisent plus. *Les endophytes ne se propagent pas jusqu'aux points végétatifs ; il n'apparaît plus de points végétatifs dans les régions infestées.*

Dans les infections normales les mêmes tissus sont toujours contaminés de la même manière. Le seul fait que ces tissus soient par là incapables de différenciation, de croissance et de prolifération cellulaire, rend certain que l'infection peut intervenir pour régler les modes de croissance et de multiplication des plantes atteintes. Mais là n'est pas sans doute le mode d'action le plus important des champignons endophytes : vivant dans les organes absorbants, ils doivent mêler leurs produits de sécrétion à la sève brute et contribuer à modifier chimiquement le milieu intérieur de la plante ; ils peuvent ainsi agir sur tous ses tissus et toutes ses parties. C'est, en définitive, à leur attribuer une action générale de ce genre que je serai amené.

Digitized by Google

CHAPITRE I

INFECTION ET TUBÉRISATION CHEZ LES OPHRYDÉES ET LA FICAIRE

Les travaux d'Irmisch et de Fabre (1) ont fait connaître d'une façon assez précise l'histoire naturelle des Ophrydées pour qu'il y ait peu à ajouter à tout ce qui concerne leurs modes de développement et de multiplication. Les recherches que j'ai faites, surtout pour l'*Orchis montana* (2), me permettront d'établir quelles relations il existe entre le mode d'infection et la tubérisation pendant tout le cours de la vie et d'interpréter les observations d'Irmisch et de Fabre à un point de vue nouveau. Bien que ces botanistes n'aient pas soupçonné l'infection des plantes qu'ils ont étudiées, il m'a été possible de comprendre par plus d'un passage de leurs œuvres que l'infection et le mode de développement présentaient dans les cas qu'ils ont fait connaître les mêmes rapports que dans ceux que j'ai moi-même observés.

§ I. — Tubérisation et infection périodiques chez les Ophrydées adultes

Quand on déterre une Ophrydée dans le cours de l'été on trouve deux tubercules attachés à la base de sa tige ; l'un est flétri, de consistance molle, la digestion des réserves s'y achève, bientôt il

(1) Th. Irmisch.— Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig, 1853.

J. H. Fabre. — Recherches sur les tubercules de l'*Himantoglossum hircinum*. (*Ann. Sc. Nat. Bot. 4e Série, 3. 1855*).

J. H. Fabre — De la germination des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules. (*Ann. Sc. Nat. 4e Série, 5. 1856*).

(2) J'ai récolté à diverses époques, ou cultivé dans un jardin d'expériences, des plantes des espèces suivantes : *Orchis latifolia, O. maculata, O. simia, O. purpurea, O. Morio, Loroglossum hircinum, Ophrys arachnites, O. aranifera*; aucune de ces plantes, au point de vue général où je me place, ne m'a montré rien de bien différent de ce que j'ai vu pour l'*Orchis montana*.

Digitized by Google

sera détruit complètement; l'autre est ferme au toucher, dans le parenchyme qui forme sa masse achèvent de s'accumuler des réserves hydrocarbonées (amidon et mucilages), ce tubercule est prêt à se détacher de la plante entraînant avec lui le bourgeon à partir duquel il s'est formé. La figure 6 représente l'état d'un bourgeon de tubercule arrivé à maturité; sa différenciation est, comme on voit, peu avancée, on ne compte que quatre ou cinq feuilles repliées autour du mamelon terminal. Ce bourgeon isolé en terre avec un tubercule donnera l'année suivante la tige feuillée ou florifère d'un pied nouveau de la plante; un bourgeon de second ordre né à l'aisselle d'une de ses feuilles inférieures produira un tubercule nouveau (b_2, fig. 4). Je me propose de suivre ici pas à pas les phénomènes de ce développement, en prenant surtout l'*Orchis montana* pour exemple.

La vie active du tubercule isolé en terre ne tarde pas à reprendre : dès le mois d'août il devient évident que la différenciation de son bourgeon principal fait de rapides progrès; les feuilles anciennes s'accroissent, tandis que de nouvelles se forment à la partie centrale; il suffit pour s'en convaincre d'examiner en coupe les bourgeons de tubercules récoltés à ce moment. Au point de vue physiologique Leclerc du Sablon a parfaitement noté pour l'*Ophrys aranifera* cette reprise précoce de la vie active : il y a dès ce moment destruction des réserves et « les sucres qui se forment sont immédiatement absorbés par les jeunes feuilles » (1).

Dans le cours de septembre la jeune hampe florale devient distincte au centre des bourgeons de certains tubercules; elle atteint à la fin de ce mois l'état que représente la figure 4, toutes les jeunes fleurs étant déjà distinctes. Cette différenciation précoce de la hampe florale paraît un fait constant; j'en ai eu pour des Ophrydées diverses de nombreux exemples; Irmisch la note pour l'*Orchis militaris*, où il a pareillement observé en septembre la différenciation des fleurs. A cette époque, on trouve un grand nombre de tubercules dont les bourgeons n'ont encore différencié que des feuilles, mais il faut tenir compte de ce qu'un grand nombre de pieds chaque année ne portent pas de fleurs. Dans les localités où j'ai, trois années de suite, recherché des pieds d'*Orchis montana*, il est

(1) Leclerc du Sablon. — Réserves hydrocarbonées des bulbes et des tubercules. (*Rev. gén. de Bot.*, T. X, p. 162).

Digitized by Google

facile de voir au printemps que la plupart des pieds restent stériles et ne développent que des feuilles ; c'est le cas en particulier pour ceux que l'on trouve attachés encore à une hampe fructifère desséchée de l'année précédente. La floraison a lieu rarement deux années de suite. Pareillement les tubercules que j'ai récoltés en septembre au pied de hampes desséchées n'avaient très généralement encore différencié que des feuilles, tandis que la hampe se trouvait souvent différenciée dans les bourgeons de tubercules pris au pied de plantes qui n'avaient pas fleuri (1). *Je pense donc qu'on peut dès le mois de septembre distinguer les pieds qui fleuriront de ceux qui ne fleuriront pas par l'état où sont alors les bourgeons.*

A ce moment, qu'il s'agisse de pieds fertiles ou stériles, on voit à l'aisselle des feuilles inférieures se former de jeunes bourgeons (b_1 b_2 fig. 4) ; ils ont d'abord une apparence normale, différencient leurs premières feuilles et ne paraissent en rien distincts des jeunes bourgeons qui, chez la plupart des plantes, sont l'origine de rameaux.

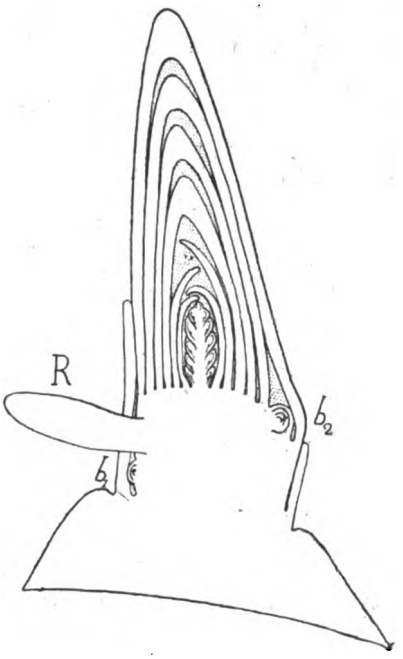


Fig. 4. — Etat du bourgeon principal et des bourgeons axillaires (b_1 b_2) d'un pied d'*Orchis montana* au moment de la sortie et de l'infection des premières racines (fin septembre) ; R, une jeune racine.

(1) Fabre a fait pour les *Loroglossum hircinum* d'une localité déterminée une étude statistique qui l'a conduit à admettre que « environ un pied doit fleurir pour 24 qui ne doivent pas (dans la même année) atteindre ce degré d'évolution. » On comprend qu'il faille examiner un grand nombre de tubercules pour trouver quelques bourgeons ayant différencié leurs fleurs, surtout parce que, en automne, les pieds étant desséchés, on trouve plus facilement les tubercules situés à la base de hampes persistantes, et que ces tubercules sont ceux qui donnent le plus souvent des pieds stériles. Pour le *Loroglossum hircinum*, j'ai trouvé à plusieurs reprises des bourgeons à hampe différenciée en septembre et octobre, mais, conformément à l'observation de Fabre, ils étaient en minorité.

Digitized by Google

A la fin de septembre, deux faits nouveaux se produisent à un court intervalle : les premières racines absorbantes sortent de la tige (*R*, fig. 4), un jeune bourgeon (b_s) commence à se renfler en tubercule ; dès lors les phénomènes du développement vont devenir notablement différents. Je limite à l'époque où ces faits se produisent une *première période du développement* dont je viens de retracer les phases. Cette période, qui dépasse à peine deux mois (août-septembre), suffit à la différenciation de toutes les parties (à l'exception du nouveau tubercule) que la plante comportera. Je l'appelle pour rappeler ce fait *période de différenciation*.

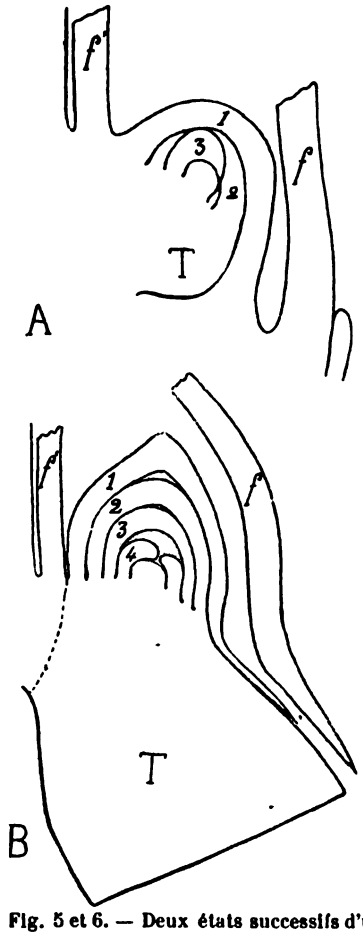


Fig. 5 et 6. — Deux états successifs d'un bourgeon donnant un tubercule T : en A, au début de la tuberculisation (fin septembre) ; en B, à la maturité du tubercule (fin mai) ; *f*, *f'*, feuilles de la plante mère ; 1, 2, 3, 4, feuilles du bourgeon.

Dans le cours du mois d'octobre le développement en tubercule d'un des jeunes bourgeons axillaires devient facilement appréciable ; c'est régulièrement pour celui qui est né le plus tard, et qui est le moins différencié que le fait se produit (b_s, fig. 4) ; sur le flanc du bourgeon, au-dessous de sa première feuille, apparaît un mamelon qui se renfle de plus en plus et qui est le premier rudiment du nouveau tubercule (*T*, fig. 5) ; dès le début ce bourgeon renflé fait, sous la feuille qui le protège, une saillie visible extérieurement. On sait que dans ce mamelon latéral, à mesure qu'il grossit, se différencient de nombreux cylindres centraux, à bois et liber alternant, qui le parcourent depuis son inser-

Digitized by Google

tion jusqu'à sa pointe, de telle façon qu'on doit considérer la masse du tubercule comme formée par un faisceau de racines adventives exogènes, soudées par leurs écorces parenchymateuses et nées toutes ensemble sur le flanc du bourgeon. Dans la masse du tubercule, s'accumulent des aliments mis en réserve : il est évident qu'une très faible partie seulement de l'aliment qui afflue vers le bourgeon est utilisée pour la différenciation de feuilles nouvelles : à la fin de mai (fig. 6) de semblables bourgeons sont à peine plus différenciés qu'en septembre (fig. 5).

Le bourgeon qui se transforme ainsi en tubercule est de tous ceux que porte la plante, celui dont le développement est, dans la seconde période, le plus brusquement et le plus apparemment modifié. Mais l'incapacité presque complète qu'il montre d'assimiler en se développant les aliments qui lui arrivent ne lui est pas particulière ; elle se remarque pour tous les autres bourgeons. et il devient ainsi manifeste que *ce n'est pas l'état particulier d'un des bourgeons qui est changé, mais bien l'état général de la plante.*

Les bourgeons axillaires inférieurs (au nombre de 1 à 2 suivant les espèces ou les cas, b_1 fig. 4) meurent souvent à l'époque où la hampe se dessèche, sans s'être différenciés davantage ; s'il arrive qu'ils se développent, *c'est toujours en se tubérisant.* Jamais ils ne donnent de rameaux, la tige reste toujours simple. On sait que fréquemment deux bourgeons évoluent à la fois en tubercules ; on trouve alors au printemps trois tubercules à la base d'un pied l'un ancien, les deux autres nouveaux : j'ai observé assez souvent ce fait pour l'*Orchis maculata* et pour l'*Orchis montana*; il était connu pour d'autres espèces (1). Si l'on coupe la tige principale d'une Ophrydée en voie de développement, aucun des bourgeons axillaires ne se développe en une tige nouvelle, mais plusieurs produisent alors des tubercules. On peut ainsi multiplier la plante. Souvent ces jeunes bourgeons axillaires donnent des tubercules moins volumineux que le tubercule principal. C'est ce qui arrive, d'après Fabre, pour le *Loroglossum hircinum* : normalement, chez cette plante, une pousse qui ne fleurit pas « développe en tubercules

(1) Ed. Prillieux. — Étude du mode de végétation des Orchidées. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 5me *série*, 7, 1867).

Germain de Saint-Pierre. — Recherches sur la nature du faux bulbe des Orphrydées, ou Ophrydo-bulbe. (*Bull. Soc. Bot.* 1855).

Digitized by Google

inégaux les trois bourgeons axillaires de sa base ou au moins les deux supérieurs. » J'aurai plus loin à dire quel est le sort des tubercules de petite taille qui se forment chez l'*Orchis montana* à partir des bourgeons axillaires inférieurs. Le fait à retenir ici est que rien d'essentiellement différent ne s'observe dans le développement des divers jeunes bourgeons de la plante; un seul en général donne un gros tubercule, mais tous ont, dans la seconde période, une différenciation très ralentie, et si de l'aliment leur arrive, ils ne l'assimilent pas mais le mettent en réserve.

Le bourgeon principal de la plante ne donne jamais de tubercule chez une Ophrydée adulte ; son histoire est terminée pour ainsi dire dès la fin de la première période; il ne différencie plus de parties nouvelles et développe seulement celles qu'il avait formées déjà. C'est ici le lieu de rappeler que les fruits, quand il s'en produit, ne renferment, à leur maturité, que des graines rudimentaires dont l'embryon indifférencié paraît prématurément arrêté dans son développement et reste à un état qui, chez la grande majorité des végétaux, n'est qu'un état transitoire de l'embryon se développant dans la graine. Pour ce bourgeon principal, dans la seconde période, il y a donc surtout croissance, la différenciation se trouvant réduite au minimum.

Ainsi, à la première et courte *période de différenciation*, s'oppose une seconde période beaucoup plus longue (septembre à juin), pendant laquelle la différenciation de tous les bourgeons de la plante est considérablement ralentie; je l'appelle *période de tubérisation*. La formation d'un ou de plusieurs tubercules est, dans cette seconde période, un épisode essentiel, mais il n'apparaît que comme l'un des symptômes d'un état général de la plante, qui ne se montre plus capable d'assimiler, qu'en faible quantité, les aliments dont elle dispose en différenciant ses bourgeons.

Le fait remarquable que je veux maintenant mettre en évidence est que le brusque changement d'état de la plante qui s'observe entre la première et la seconde période coïncide avec l'infection. *La plante n'est pas infestée pendant la période de différenciation, elle est infestée, au contraire, dès le début et pendant toute la durée de la période de tubérisation.*

Les gros tubercules qui, à l'état adulte, servent à la propagation des Ophrydées, sont indemnes d'endophytes. Le fait a été

Digitized by Google

signalé par Frank, et depuis par Vuillemin (1). En règle générale, une coupe faite au hasard dans la masse d'un tubercule ne montre aucune cellule infestée ; il arrive parfois, cependant, que des infections locales peu étendues se constatent, mais elles ne paraissent jamais se généraliser à la masse du tubercule, même quand celui-ci se vide et se flétrit (2). Dans la première période, la plante réduite à un tubercule, et à son bourgeon en voie de développement, est donc normalement indemne ; mais dès que les jeunes racines sortent de la base du bourgeon, elles se contaminent dans le sol ; elles restent infestées pendant toute la seconde période et l'infection y devient de plus en plus étendue jusqu'après la floraison.

L'infection des jeunes racines est un phénomène d'une régularité frappante : dès qu'elles ont atteint un centimètre de long, on trouve les cellules de leur écorce pénétrées de l'endophyte qui forme à ce moment des pelotons à filaments bien distincts. C'est à partir du moment où il y a ainsi de jeunes racines infestées qu'un bourgeon commence à se renfler en tubercule. Je me suis attaché à vérifier ce fait aussi bien pour les Ophrydées que j'avais en culture que pour celles que j'ai récoltées en septembre et octobre : toujours j'ai vu apparaître la saillie que forme le jeune tubercule au moment où il y avait des racines infestées ; jamais je ne l'ai vue se produire avant ce moment. *Il y a donc ici entre l'infection et la tubérisation une coïncidence exacte qu'il est particulièrement facile de constater.*

La sortie des racines a régulièrement lieu en automne pour les Ophrydées que j'ai examinées et c'est en automne que la période de tubérisation commence. Il arrive parfois que la sortie des racines est plus tardive et la tubérisation se trouve alors d'autant retardée. J'ai eu de ce fait un exemple très net pour une Ophrydée que j'avais gardée en culture dans un jardin humide et assez ombragé. Cette plante provenait d'un tubercule d'assez petite taille que j'avais planté en terre pendant l'été et que j'ai examiné le 31 mars suivant. D'après la localité où j'avais récolté la plante et la forme de son

(1) Loc. cit.

(2) Un des rares exemples d'une infection locale de ce genre ayant quelque constance s'observe pour l'*Orchis montana*. On trouve souvent des cellules infestées à la partie moyenne de la digitation qui se développe tardivement à la pointe du tubercule ; la masse parenchymateuse principale reste en tout temps indemne.

Digitized by Google

tubercule, je pense que c'était un *Orchis maculata*; j'en ai représenté l'aspect d'ensemble dans la planche 1 (fig. 1) ainsi qu'une coupe longitudinale passant par ses deux principaux bourgeons (fig. 2). Ces figures montrent les deux particularités que cette Ophrydée présentait : elle n'avait encore développé aucune racine et l'un de ses bourgeons se développait en un rameau dont la différenciation était presque aussi avancée que celle de la tige principale. Le tubercule n'était infesté ni dans sa masse ni dans ses digitations et, par suite d'un retard tout à fait anormal de la sortie des racines, la plante vivait sans être infestée depuis l'isolement de son tubercule, c'est-à-dire depuis plus de huit mois. Au lieu d'évoluer en tubercule sans se différencier, le bourgeon axillaire de la seconde feuille se développait d'une manière tout à fait inusitée et donnait un jeune rameau.

Je dois dire que cette plante, au moment où je l'ai examinée, était en assez mauvais état : la base de sa tige principale (partie pointillée sur la figure 1) était extérieurement noircie et envahie de bactéries ; bien que le centre du bourgeon fût encore intact, elle ne paraissait pas capable de continuer longtemps à se développer ; je l'ai sacrifiée pour en faire l'étude. Je ne pense pas qu'on puisse attribuer à l'altération de la tige principale le développement d'un bourgeon en rameau. La culture des Ophrydées est assez difficile pour que j'en aie vu pourrir ainsi souvent, dans les sols trop humides, après quelque temps de culture, mais toujours dans ce cas les jeunes bourgeons évoluaient en tubercules jusqu'à la fin de la vie quand il y avait des racines infestées. J'ai dit déjà que si par une altération de la tige principale on obtient en général un développement plus actif des bourgeons axillaires ce n'en est pas moins en tubercules que ces bourgeons évoluent.

Il me paraît donc que si la tubérisation qui se produit toujours lorsqu'il y a infection par l'endophyte normal ne s'est pas produite en ce cas, c'est parce que la plante n'était pas infestée. L'étude du développement des Ophrydées adultes donne ainsi des raisons de croire que *l'infection est une condition déterminante de la tubérisation.*

La présence de tubercules est, chez les Ophrydées, un caractère d'une telle constance, qu'il peut servir à la définition de ce groupe d'Orchidées ; mais d'autre part, le fait que l'infection se produit à l'époque précise de la sortie des racines, et n'atteint pas les tuber-

Digitized by Google

cules est aussi un caractère constant de ces plantes qui pourrait, tout autant, servir à leur diagnose. Si l'infection ne se produit pas ou se produit différemment, c'est évidemment dans une infime minorité de cas, et s'il y a alors, comme je pense, développement des bourgeons en rameaux, on doit forcément à première vue considérer comme tératologique ce phénomène qui est de règle constante chez la majorité des végétaux et qui se trouve n'être ici qu'une très rare exception.

En dehors du cas que j'ai observé moi-même, je ne connais qu'un exemple, donné par Fabre, d'une Ophrydée à tige ramifiée : il s'agit d'un pied de *Loroglossum hircinum* dont trois jeunes bourgeons axillaires se développaient en rameaux. Cette plante provenait d'individus plantés en pot deux ans auparavant. Fabre attribue bien à la culture la dérogation à la règle générale qu'elle présentait, mais tout préoccupé d'établir, d'après ce cas, que les tubercules ont la valeur morphologique de rameaux, il ne donne malheureusement ni figure ni détails suffisants ; sa description permet seulement de supposer que la plante n'avait pas de racines (1). Le fait que le développement des bourgeons en rameaux peut se produire, quelle que soit la rareté du phénomène, autorise en tous cas à penser que la formation des tubercules est due à une condition de la vie de la plante évidemment très fréquente, mais susceptible pourtant de varier.

L'infection est pour les Ophrydées adultes une condition très peu variable que je relie à leur mode régulier de propagation par tubercules. En reprenant dans le paragraphe qui suit l'étude du développement de ces plantes à partir de la graine, je me propose de montrer que les modes d'infection des jeunes plantules peuvent expliquer de même plus d'un des singuliers phénomènes qui marquent le début de leur vie.

(1) Voici la description que donne Fabre (loc. cit., p. 262) : « La plante en question avait deux feuilles déployées, et, dans sa partie enterrée, les cinq écailles blanches décrites plus haut. Le rameau issu de l'aisselle de la troisième écaille, presque de même diamètre et de même hauteur que la tige mère, n'avait qu'une seule feuille déployée. Des écailles blanches pareilles aux précédentes enveloppaient sa base. Celle-ci ne présentait rien de remarquable ; il n'en partait pas la moindre radicelle ; rien n'y rappelait le moindre vestige de tubercule ».

(*A suivre*).

Digitized by Google

ACTION DE LA LUMIÈRE

SUR DES PLANTES PRÉALABLEMENT ÉTIOLÉES

par M. H. RICÔME

Les végétaux cultivés à l'obscurité prennent un développement anormal connu sous le nom d'étiolement. Je me suis proposé d'étudier comment se comportent les plantes étiolées, lorsqu'on les place dans les conditions habituelles d'éclairement, à l'alternance du jour et de la nuit, d'examiner l'influence de la privation initiale de lumière sur le développement ultérieur, la forme et la structure de la plante, après le retour à l'éclairement normal.

Avant de décrire les faits observés, il est nécessaire de rappeler brièvement les phénomènes d'étiolement.

A l'obscurité, le verdissement ne se produit pas, sauf cependant dans quelques cas exceptionnels (Flahault (1). Les entrenœuds de la tige s'allongent outre mesure, tandis que les feuilles restent petites (Voir le traité de A. P. de Candolle). C'est du moins le cas habituel chez les Dicotylédones et les Fougères et d'une façon générale chez les plantes à feuilles larges et pétiolées. Cependant les feuilles du *Phaseolus multiflorus* cultivé à l'obscurité acquièrent, en été, un développement normal. D'autre part, les Graminées et beaucoup d'autres Monocotylédones à feuilles étroites sans pétiole conservent à l'obscurité des entrenœuds courts, alors que leurs feuilles deviennent longues (J. von Sachs (2).

L'élongation de la tige est due à l'allongement exagéré des cellules (Sachs, *loco cit.*). Il y a en outre multiplication exception-

(1) Flahault : *Sur la présence de la matière verte dans les organes actuellement soustraits à l'influence de la lumière* (Bull. de la Soc. bot. de France, t. 26, 1879).

(2) J. von Sachs : *Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane* (Bot. Zeit. 1863) Voir aussi Handbuch der experimental Physiologie (1865), traduit en français en 1868, et Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1887.

Digitized by Google

nelle des cellules; leur allongement n'est pas suffisant pour déterminer l'accroissement en longueur constaté (Kraus (1), confirmé par Bataline (2), et Rauwenhoff (3). Les cellules s'accroissent aussi transversalement et peuvent devenir plus larges qu'à l'état normal. Quant aux feuilles arrêtées dans leur développement à l'obscurité, leurs faibles dimensions avaient fait supposer qu'elles ne se cloisonnaient pas. Il n'en est rien : les cellules y sont plus nombreuses que dans les feuilles du bourgeon et, pour le *Phaseolus*, aussi nombreuses que dans les feuilles vertes (Prantl (4).

La différenciation des cellules s'opère mal à l'obscurité : les éléments mécaniques sont peu ou pas lignifiés (Sachs, *loco cit.*), les parois cellulosiques sont minces (Rauwenhoff, *loco cit.*).

Ajoutons que certaines plantes bulbeuses produisent, sans le secours de la lumière, des fleurs normalement constituées et colorées (Sachs, Rauwenhoff).

Tels sont les faits connus. Leur interprétation, leur attribution à une cause déterminée soulèvent de nombreuses difficultés. L'exposé de l'opinion des auteurs trouvera plus utilement sa place à la fin de ce mémoire dans la discussion des résultats que j'ai obtenus et dans leur comparaison avec les faits antérieurement acquis.

Les changements de forme à l'obscurité sont assez divergents, souvent même contradictoires. Aussi a-t-on cherché, afin de les rattacher à une loi générale, à varier le plus possible les expériences. C'est ainsi que J. v. Sachs (5) et M. Teodoresco (6) font développer à l'obscurité des bourgeons de plantes vertes maintenues à la lumière, que M. Bataline (7) expose à la lumière,

(1) Kraus : *Ueber die Ursachen der Formänderung etiolender Pflanzen* (Pringsheim's Iahrbücher, t. 7, 1869).

(2) Bataline : *Ueber die Wirkung des Lichts auf die Entwickelung der Blätter* (Bot Zeitung, 1871).

(3) Rauwenhoff : *Sur les causes des formes anormales des plantes qui croissent dans l'obscurité* (Ann. des Sc. nat. Bot. 6e série, t. 5, 1877).

(4) Prantl : *Ueber den Einfluss des Lichts auf das Wachsthum der Blätter* (Arb. des bot. Inst. in Würzburg, 1873).

(5) J. v. Sachs : *Wirkung des Lichts auf die Blüthenbildung unter Vermittlung der Laubblätter* (Bot. Zeitung, 1865).

(6) Teodoresco : *Action indirecte de la lumière sur la tige et la feuille* (Rev. gén. de Bot. t. 11, 1899).

(7) Bataline : *loco cit.*

Digitized by Google

à plusieurs reprises, mais sans leur laisser le temps de reverdir, des plantes étiolées, que M. Stapf (1) fait germer des tubercules de *Solanum* dans les conditions les plus diverses, que M. Wiesner (2) étudie le développement comparé de plantes vertes et de plantes étiolées dans une atmosphère humide et dans un air sec. C'est aussi ce qui m'a poussé à entreprendre les expériences que je vais exposer.

Conditions des expériences. — Des graines ont été semées, dès le début de la germination, sous une mince couche de terre et réparties en plusieurs lots. Un lot témoin a été laissé à la lumière ; nous le considérerons comme représentant l'état normal. Les autres lots ont été mis à l'obscurité pour être ensuite placés, successivement et après un étiolement de plus en plus accentué, à côté des témoins, à la lumière. Les plantes étiolées reverdissent à la lumière, tant que la durée du séjour à l'obscurité ne dépasse pas une certaine limite, au-delà de laquelle elles ne supportent pas le changement de conditions et périssent. Il faut éviter d'exposer les plants étiolés à l'insolation directe au moment où on les déplace.

Les plantes ont été cultivées dans une serre chaude à compartiment obscur. La température était uniforme pour tous les lots. Le sol était constamment maintenu humide par des arrosages fréquents. L'atmosphère était saturée de vapeur d'eau. A la fin des expériences seulement (fin juin et juillet), la serre restait ouverte pendant plusieurs heures de la journée, ce qui abaissait notablement le degré hygrométrique de l'air. Les expériences ayant été faites en deux ou trois séries successives pour plusieurs des espèces étudiées, j'ai pu constater quelques différences en relation avec le degré d'humidité de l'air.

L'exposé des résultats sera suivi d'un résumé et d'un examen critique des faits.

I. EXPOSÉ DES RÉSULTATS

Nous étudierons successivement le poids frais et le poids sec, la morphologie externe et la morphologie interne des plants étiolés-reverdis.

(1) Stapf : Verhandl. der k. k. zool. bot. Gesellschaft in Wien, 1878.

(2) Wiesner : *Formänderung von Pflanzen bei Cultur im absolut feuchter Raume und in Dunckeln* (Ber. der deutschen bot. Gesellschaft, t. 9, 1891).

Digitized by Google

NOM DE LA PLANTE	LOTS	NOMBRE DE JOURS DE SÉJOUR à l'obscurité	NOMBRE DE JOURS DE SÉJOUR à la lumière	POIDS FRAIS en grammes	POIDS SEC en grammes	MATIÈRE SÈCHE par 1000 de poids frais
Solanum tuberosum du 20 mai au 10 juillet	témoin	0	51	11,675	1,305	110
	A	12	39	10,700	1,180	110
	B	36	15	6,250	0,620	99
	à l'obsc.	51	0	7,025	0,615	87
Faba vulgaris du 15 juin au 10 juillet	témoin	0	25	8,287	0,722	87
	A	7	18	8,225	0,700	85
	B	10	15	7,075	0,590	83
	C	15	10	5,175	0,420	81
	à l'obsc.	25	0	6,058	0,380	62
Ervum Lens du 15 juin au 10 juillet	témoin	0	25	0,356	0,052	146
	A	4	21	0,358	0,052	145
	B	7	18	0,338	0,050	148
	C	10	15	0,326	0,033	101
	D	15	10	0.236	0,023	97
	à l'obsc.	25	0	0,266	0,021	78
Ervum Lens du 2 mai au 10 juillet	témoin	0	69	0,620	0,114	183
	A	2	67	0,598	0,109	182
	B	5	64	0,525	0,094	179
	C	8	61	0,530	0,097	183
	D	13	56	0,490	0,086	175
Ricinus communis du 10 mai au 11 juillet	témoin	0	62	4,025	0,455	113
	A	18	44	3,950	0,415	105
	B	27	35	3,810	0,395	98
Perilla nankinensis du 21 mai au 11 juillet	témoin	0	51	0,590	0,084	142
	A	7	44	0,490	0,068	138
	B	16	35	0,075	0,015	200
Sinapis alba du 20 mai au 11 juillet	témoin	0	52	1,890	0,187	98
	A	3	49	1,790	0,172	96
	B	6	46	0,590	0,060	101
Cheiranthus Cheiri du 21 mai au 11 juillet	témoin	0	51	1.010	0,170	168
	A	7	44	0,175	0,030	171
Senecio Jacobæa du 21 mai au 19 juillet	témoin	0	59	0,910	0,084	93
	A	4	55	0,680	0,062	91
	B	7	52	0,175	0,016	91

Digitized by Google

1. Poids frais et poids sec.

Un certain nombre d'échantillons ont été prélevés dans les différents lots de plantes et pesés d'abord à l'état frais, puis après dessiccation à l'étuve. Le tableau suivant indique le poids moyen, en grammes, d'un échantillon de chaque lot. Ces nombres se rapportent à la partie aérienne seule (tiges et feuilles), y compris l'axe hypocotylé dans les cas de germination épigée.

On voit que le poids frais des plants étiolés-reverdis est inférieur à celui des témoins. La différence est particulièrement sensible pour les plantes à petites graines; certaines d'entre elles pèsent jusqu'à huit ou neuf fois moins que les témoins. Le poids frais demeure, durant plusieurs jours après l'exposition à la lumière, inférieur au poids frais des plants laissés à l'obscurité.

Le poids sec est inférieur au poids normal et d'autant plus faible que l'étiolement initial a été de plus longue durée.

La quantité de matière sèche est très faible dans les plantes à petites graines longtemps étiolées. La dernière colonne du tableau indique la proportion de matière sèche pour mille de poids frais.

La proportion d'eau diminue à la suite du transport au jour et, après un séjour suffisamment prolongé à la lumière, tend à devenir égale à celle des plants témoins. Il arrive même que cette proportion descend au-dessous de la normale. C'est ce qui se produit surtout dans les plantes à petites graines reverdies après un long étiolement. Ces plantes subissent une dessiccation très accusée (Voir *Perilla*, *Sinapis*, *Cheiranthus*). Il se produit donc une grande perte d'eau dans les plants étiolés exposés à la lumière.

Tandis que le poids frais diminue pendant les premiers jours d'exposition à la lumière par perte d'eau, le poids sec ne tarde pas à augmenter dès l'apparition de la chlorophylle. Aussi trouve-t-on des échantillons étiolés-reverdis dont le poids frais est inférieur au poids frais des plants de même âge laissés à l'obscurité alors que le poids sec est au contraire supérieur à celui de ces derniers (Voir notamment *Solanum*, *Faba*, *Ervum*).

2. Morphologie externe

Croissance longitudinale de la tige. — La croissance longitudinale

Digitized by Google

de la tige, dans les espèces étudiées, est beaucoup plus rapide à l'obscurité qu'à la lumière. Les plants cultivés à l'obscurité acquièrent dans les premiers jours une grande longueur; au bout d'un certain temps, variable avec l'espèce, la croissance à l'obscurité se ralentit.

Lorsqu'on place à la lumière les plants étiolés, la croissance longitudinale subit un grand ralentissement et devient très faible. Elle reste même pendant quelque temps, inférieure à la croissance normale des témoins.

Le tableau suivant donne, en centimètres, la longueur moyenne de la tige à divers moments du développement, pour des *Ervum Lens* ayant germé le 2 mai. Le premier lot est le lot témoin cultivé à la lumière ; le dernier a été laissé à l'obscurité complète. Les autres lots ont été exposés à la lumière, après un séjour à l'obscurité qui a duré deux jours pour le lot A, cinq jours pour le lot B, huit jours pour le lot C. A la fin de l'expérience, toutes ces plantes portaient des fleurs (sauf celles du lot à l'obscurité mortes avant cette date).

DATE DES MESURES	AGE DES PLANTS	LOT TÉMOIN	LOT A	LOT B	LOT C	LOT A L'OBSCURITÉ
4 mai.	2 jours	1,50	3,00	—	—	3,00
7 —	5 —	3,75	4,30	12,00	—	12,00
10 —	8 —	6,75	6,00	13,35	21,00	21,00
15 —	13 —	16,75	14,40	21,45	25,00	32,50
18 —	16 —	20,25	18,60	25,35	27,25	35,00
1er juin. . . .	30 —	36,25	34,00	41,10	36,50	—
1er juillet. . .	60 —	57,75	54,50	62,40	48,00	—
19 — . . .	79 —	65,00	62,00	70,00	51,00	—

On voit que la croissance des plants étiolés, mis à la lumière, est d'abord inférieure à la croissance des témoins. Pour les lots A et B, ce retard s'atténue progressivement et l'allongement finit par devenir normal. Il n'en est pas ainsi pour le lot C, longtemps étiolé ; sa croissance demeure constamment inférieure à la normale.

La longueur de la tige adulte dépend de deux ordres de circons-

Digitized by Google

tances d'effet opposé : le séjour à l'obscurité accroît notablement la longueur de la tige, le transport à la lumière détermine au contraire un retard sur la croissance normale. Il en résulte que, suivant la prédominance de l'un ou de l'autre de ces deux phénomènes, la tige est, au moment de la floraison, tantôt plus longue, tantôt plus courte que celle des témoins. Les plants du lot A, peu étiolés, perdent bientôt leur avance. Dans le lot C, malgré la grande longueur de la tige longtemps étiolée, le retard exagéré de la croissance à la lumière est assez prolongé pour que ces plants se laissent finalement distancer par les témoins. Dans le lot B, au contraire, les plants demeurent plus longs que les témoins, malgré le retard qui diminue leur avance.

Il y a donc au point de vue de la longueur de la tige un *optimum*, correspondant à une certaine durée de l'étiolement initial (Voir les fig. de la planche 5, qui représentent des *Ervum* jeunes, possédant encore leurs premières feuilles ; à l'état adulte les différences sont de même ordre).

Les mêmes phénomènes se produisent pour *Faba vulgaris* et pour *Solanum tuberosum* (issu du tubercule). L'optimum de longueur est atteint par les plants reverdis après un étiolement de 14 jours pour *Faba*, de 18 jours pour *Solanum*.

Les choses se passent autrement avec *Senecio Jacobæa*, *Sinapis alba*, *Cheiranthus Cheiri*, *Perilla nankinensis*. Prenons comme type le *Senecio*. Voici les longueurs successives de la tige (en centimètres) aux dates ci-après. Le lot A a été privé de lumière pendant 4 jours, le lot B pendant 7 jours. Toutes les graines ont germé le 21 mai. Le 19 juillet, des capitules de fleurs existent sur les témoins et sur les plants du lot A.

DATE DES MESURES	AGE DES PLANTS	LOT TÉMOIN	LOT A	LOT B	LOT A L'OBSCURITÉ
25 mai	4 jours	0,95	1,40	—	1,40
28 —	7 —	1,80	2,00	2,40	2,40
1er juin	11 —	2,40	2,50	2,70	3,20
13 —	23 —	4,25	3,90	3,55	—
25 —	35 —	6,50	5,60	5,00	—
6 juillet	46 —	12,50	8,75	6,50	—
19 —	59 —	15,50	11,00	7,20	—

Digitized by Google

On constate, comme dans le premier cas, une grande diminution de la croissance dans la période qui suit l'exposition à la lumière des plants étiolés. Mais ici la croissance demeure constamment inférieure à celle des témoins. Ces derniers ne tardent pas à devenir plus longs que les plants reverdis. Cependant les *Perilla* peu étiolés se comportent comme les plantes du premier groupe : la croissance devient normale, au bout de peu de temps, et la tige reste plus longue que celle des témoins.

Un troisième cas est offert par le *Ricinus communis*. On trouvera, dans le tableau ci-dessous, les longueurs successives de la tige pour des plantes ayant germé le 7 mai. Le lot A a été privé de lumière durant 14 jours, le lot B durant 21 jours, le lot C durant 30 jours.

DATE DES MESURES	AGE DES PLANTS	LOT TÉMOIN	LOT A	LOT B	LOT C	LOT A L'OBSCURITÉ
21 mai.	14 jours	7,10	19.00	—	—	19,00
28 —	21 —	9,50	21,00	23,75	—	23.75
6 juin	30 —	11,90	23,40	25,80	28,25	28,25
16 —	40 —	15,25	26,80	28,90	30,75	32,00
6 juillet. . . .	60 —	21,00	32,40	33,50	34,35	—
28 —	82 —	27,00	38,50	37,90	37,75	—

La croissance du Ricin se ralentit après le transport au jour, mais elle est peu différente de la croissance normale et ne tarde pas à lui devenir égale, à moins que l'étiolement n'ait été longuement prolongé. Les plants étiolés-reverdis sont plus longs que les témoins et l'optimum de longueur se manifeste dans le lot A (Voir les fig. 1, 2 et 3 de la planche 6). C'est du moins ce que l'on observe trois mois après la germination. Les plants sont loin de l'état adulte à ce moment.

Croissance relative des entrenœuds. — J'ai mesuré, à divers moments du développement et sur de nombreux échantillons, la longueur des entrenœuds de toutes les espèces mises en expérience.

Digitized by Google

Ces longueurs étant assez variables d'un échantillon à l'autre, je ne donnerai que les résultats les plus nets.

On sait que la longueur des entrenœuds varie régulièrement, en admettant des conditions constantes, sur un même échantillon normal, et passe par un maximum, atteint par un entrenœud moyen. Dans mes expériences, le fait se vérifie assez nettement pour les témoins. Il en est tout autrement des plants étiolés-reverdis.

Pour plus de précision, je prendrai comme exemple des *Ervum* âgés de 40 jours. A ce moment, les témoins sont formés de 13 ou 14 entrenœuds, le plus long étant le huitième ou le neuvième, qui atteignent $4^{cm}75$. Les plants à l'obscurité ne possèdent que 4 ou 5 entrenœuds; le maximum de longueur, 15^{cm}, est atteint par le troisième.

Dans les plants étiolés-reverdis, les entrenœuds basilaires, développés à l'obscurité, sont longs. Les suivants sont au contraire courts; il y a un minimum de longueur dans la région formée aussitôt après l'exposition à la lumière. Puis la longueur va croissant d'un entrenœud à l'autre, passe par un nouveau maximum pour décroître ensuite jusqu'au sommet. Il y a donc deux maxima séparés par un minimum. Dans le lot reverdi après un étiolement de 5 jours, ces longueurs critiques sont égales à $4^{cm}90$ (premier maximum), $2^{cm}50$ (minimum), $4^{cm}75$ (deuxième maximum); dans le lot reverdi après 8 jours d'étiolement $10^{cm}30$ (premier maximum), $2^{cm}80$ (minimum), $4^{cm}75$ (deuxième maximum). Les mesures précédentes se rapportent à des *Ervum* placés à la lumière dans la période où l'atmosphère était peu humide (fin juin). La longueur minimum dont il vient d'être question, est souvent inférieure à la longueur normale de l'entrenœud correspondant des plants témoins. Dans une série d'expériences antérieures, faites dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, j'ai constaté également l'existence d'un minimum compris entre deux maxima; mais les entrenœuds les plus courts ont souvent une longueur égale ou supérieure à la normale.

En somme on peut trouver successivement sur les plants reverdis des entrenœuds basilaires, développés à l'obscurité, plus longs qu'à l'état normal, des entrenœuds moyens, formés après le trans-

Digitized by Google

port de la plante à la lumière, plus courts qu'à l'état normal et enfin des entrenœuds plus tardifs ayant les dimensions habituelles (Voir *Ervum*, planche 5).

Ces faits se retrouvent dans *Faba* et *Solanum* (Voir planche 4).

Dans les autres espèces étudiées, la germination est épigée. L'étiolement porte presque uniquement sur l'axe hypocotylé, partiellement aussi sur le premier entrenœud épicotylé. La croissance de la région hypocotylée se continue à l'obscurité jusque vers le moment de la mort de la plante. Lors de la mise à la lumière, la croissance se ralentit dans cette région. Les entrenœuds suivants acquièrent des dimensions peu différentes des dimensions normales; mais ils n'atteignent l'état adulte que longtemps après les entrenœuds correspondants des témoins (*Perilla* et autres plantes à petites graines, voir fig. 4, 5 et 6, planche 6). Dans le Ricin, ce retard n'est manifeste que pour les échantillons reverdis après avoir séjourné un mois à l'obscurité (Voir pl. 6, fig. 1, 2 et 3).

L'exposition à la lumière semble raccourcir la durée de la croissance des entrenœuds étiolés. On constate, en effet, que, au moment où la croissance est terminée dans un entrenœud étiolé sur une plante reverdie, celle de l'entrenœud correspondant des plants laissés à l'obscurité dure encore.

Croissance transversale de la tige. — Chez les plantes à petites graines et à germination épigée, l'axe hypocotylé est plus grêle qu'à l'état normal dans les plants reverdis (Voir *Perilla*, pl. 6, fig. 4, 5 et 6). Les entrenœuds suivants acquièrent un diamètre normal, quand l'étiolement a été de peu de durée.

Pour le Ricin, la différence est peu sensible entre les divers lots. Le diamètre n'est nettement inférieur à la normale que dans les plants ayant subi un long étiolement. Le retard de développement des entrenœuds épicotylés n'est évident que dans les échantillons étiolés durant un mois.

La région étiolée de la tige de *Solanum*, *Ervum*, *Faba*, a souvent un diamètre normal. C'est seulement dans les lots longtemps étiolés qu'on observe des entrenœuds basilaires grêles. Par contre, les entrenœuds suivants sont renflés, souvent plus gros que les entrenœuds normaux. Le fait est particulièrement net dans les échan-

Digitized by Google

tillons longtemps étiolés : aux entrenœuds longs et grêles de la base succèdent des entrenœuds gros et courts (Voir *Solanum*, pl. 4, fig. 3, rameau R 1). La région supérieure prend le facies normal.

Port de la tige principale et ramification. — Dans les plants cultivés à la lumière, il ne s'est produit de rameaux qu'exceptionnellement ; ces rameaux naissent de la région moyenne de la tige. A l'obscurité, des rameaux se développent sur les *Solanum*, *Ervum* et *Faba*, dès que la croissance se ralentit. Ils sont produits par les nœuds inférieurs et apparaissent habituellement en ordre descendant (du haut vers le bas de la tige). C'est ainsi que les *Ervum*, étiolés 9 jours et reverdis, possèdent souvent un rameau unique, né du troisième ou du quatrième nœud ; les échantillons ayant séjourné à l'obscurité un temps plus long, ont plusieurs rameaux nés des trois ou quatre premiers nœuds. Le nœud cotylédonaire porte fréquemment un ou deux rameaux (Voir pl. 5, fig. 3, 4 et 5).

La fig. 2 de la planche 4 montre un *Solanum* étiolé-reverdi très rameux, contrairement au témoin (fig. 1). La fig. 3 de la même planche réprésente un *Solanum* longtemps étiolé et reverdi ; on voit que la tige principale T et le rameau R_2 ont leur extrémité desséchée, tandis que le rameau R_1 s'est vigoureusement développé.

On constate souvent, en effet, que lors de la mise à la lumière, l'extrémité de la tige se dessèche et périt, et dans d'autres cas, cesse presque complètement de croître et végète mal. Les rameaux, devenus très longs à l'obscurité, ont le même sort. Ce phénomène se manifeste dans *Solanum* (pl. 4), dans *Ervum* (pl. 5), et aussi dans *Faba*, bien que cette dernière plante se soit peu ramifiée. Il est constant dans les expériences faites au moment où l'atmosphère était peu humide. Lorsque l'atmosphère est saturée de vapeur d'eau, on trouve après le reverdissement, dans un même lot longtemps étiolé, des plants à extrémité desséchée et des plants dont le sommet, après avoir éprouvé une plus ou moins longue période de faible végétation, continue son développement. Quand le sommet périt, toute l'activité se porte sur les rameaux peu étiolés et sur les bourgeons, qui produisent à ce moment des rameaux plus gros que l'axe-mère.

Digitized by Google

Il ne s'est pas formé de rameaux sur les espèces à germination épigée (sauf dans la région florale). Le sommet de la tige ne se dessèche pas, même dans une atmosphère peu humide. Quand l'étiolement a été prolongé, les feuilles se flétrissent à la lumière et la plante dépérit. Il semble évident, quand on examine les échantillons que l'effet de la dessiccation se fait d'abord sentir sur la base de l'axe hypocotylé ; on voit cette région se rétrécir et devenir parfois filiforme. Impuissante à transmettre par ses vaisseaux la quantité d'eau nécessaire à la transpiration, cette région cède une partie de son eau de constitution. Nous avons déjà attiré l'attention sur cette grande perte d'eau. Le phénomène est très accusé dans l'échantillon figuré dans la planche 6 (fig. 6), bien que ce dernier ait survécu au changement de conditions. Les plantes à germination épigée semblent donc périr par la base et non par le sommet comme les précédentes. La plante meurt alors tout entière, tandis que dans le premier cas, la base de la tige persiste.

Nombre des entrenœuds et des feuilles. — Les entrenœuds et par suite les feuilles, sont moins nombreux dans les plants étiolés-reverdis qu'à l'état normal.

Chez les *Ervum* adultes par exemple, la tige principale est formée de 20 à 24 entrenœuds dans le lot témoin, de 19 à 22 dans le lot A, de 15 à 20 dans le lot B, de 5 à 7 dans le lot C. Les plants laissés à l'obscurité sont morts avec 4 ou 5 entrenœuds.

Les *Faba* possèdent en moyenne 21 entrenœuds dans le lot témoin, respectivement 16, 14, 8, dans les échantillons reverdis après un étiolement de plus en plus prolongé ; à l'obscurité, il ne s'en forme que 6.

Dans les plantes à germination épigée, l'axe hypocotylé seul est franchement étiolé au moment du transport de la plante à la lumière. Les autres entrenœuds se forment au jour et leur nombre est inférieur à la normale. Dans le Ricin cependant, ce nombre n'est plus faible que pour les échantillons ayant subi un étiolement de un mois.

Dimensions des feuilles. — Normalement les feuilles du *Solanum*, unifoliolées à la base de la tige, sont de plus en plus grandes jusqu'à un certain nœud où elles deviennent composées par l'appa-

Digitized by Google

rition de folioles. La feuille parfaite est composée de plusieurs grandes folioles, au nombre de cinq habituellement, et de folioles beaucoup plus petites. A l'obscurité, la feuille conserve de très faibles dimensions.

Dans les plants reverdis, les feuilles longtemps étiolées ne s'accroissent pas après le transport au jour; elles reverdissent peu ou pas. Les feuilles moins étiolées s'accroissent, mais n'atteignent pas les dimensions normales; elles reverdissent lentement. Au contraire les feuilles, qui sont nées soit à l'obscurité, soit à la lumière, vers le moment du changement de conditions, deviennent plus longues et surtout plus larges que les feuilles normales; elles renferment beaucoup de chlorophylle. Plus tard les nouvelles feuilles ont la grandeur habituelle. On peut trouver cette succession de feuilles sur une même tige étiolée-reverdie (planche 4).

Voici les dimensions moyennes du limbe de la foliole terminale, exprimées en centimètres pour la longueur et la largeur, en centimètres carrés pour la surface.

		LOT TÉMOIN	LOT REVERDI	LOT A L'OBSCURITÉ
2e FEUILLE :	longueur	1,50	0,20	0,15
	largeur	1,60	0,10	0,10
	surface	2,30	0,0180	0,0140
4e FEUILLE :	longueur	3,20	2,50	0,35
	largeur	2,40	1,90	0,20
	surface	7,40	4,50	0.07
6e FEUILLE :	longueur	3,60	3,80	0,70
	largeur	2,60	3,30	0.50
	surface	9,00	12,15	0,3250

Dans les *Ervum* (planche 5) et les *Faba*, nons trouvons de nouveaux exemples des mêmes faits. Les deux premières feuilles sont réduites, comme on sait, à leurs stipules. Les feuilles suivantes peuvent atteindre de grandes dimensions.

Digitized by Google

Dans les *Ervum* ayant supporté une privation de lumière de 5 jours, la troisième feuille épicotylée, qui est bifoliolée, devient plus grande qu'à l'état normal; il en est de même des deux ou trois feuilles suivantes (la 4e et la 5e sont bifoliolées, la 6e est habituellement quadrifoliolée).

Pour un étiolement plus long, la troisième feuille croît moins; mais les suivantes acquièrent une grande surface. Il existe, au point de vue des dimensions de la feuille, des différences en relation avec le degré d'humidité de l'air, comme on le voit dans le tableau ci-après. Les dimensions moyennes d'une foliole (en centimètres) sont les suivantes pour la troisième feuille. Le lot reverdi a subi un étiolement de cinq jours dans les deux séries d'expériences.

		LOT TÉMOIN	LOT REVERDI	LOT A L'OBSCURITÉ
AIR SATURÉ D'HUMIDITÉ	longueur	1,50	1,60	0,50
	largeur	0,60	0,85	0,20
	surface	0,85	1,30	0,09
AIR PEU HUMIDE	longueur	1,20	2,00	—
	largeur	0,50	0,95	—
	surface	0,55	1,80	—

L'exagération des dimensions est plus grande dans l'air relativement sec que dans l'air saturé d'humidité. Remarquons que la largeur s'exagère davantage que la longueur.

Pour *Faba*, les dimensions d'une foliole de la troisième feuille, dans l'air peu humide, sont les suivants :

		LOT TÉMOIN	LOT REVERDI	LOT A L'OBSCURITÉ
3e FEUILLE :	longueur	2 90	3,30	1,50
	largeur	2,00	2,40	1,00
	surface	5,55	7,40	1,40

Digitized by Google

Dans le Ricin, les cotylédons et les premières feuilles deviennent plus grands qu'à l'état normal, à moins que l'étiolement n'ait duré un mois (pl. 6, fig. 1, 2, 3). Voici les dimensions moyennes :

		LOT TÉMOIN	LOT REVERDI	LOT A L'OBSCURITÉ
COTYLÉDONS	longueur	6,00	7,00	4,00
	largeur	5,00	6,60	3,50
	surface	28,00	44,00	13,50
3e FEUILLE ÉPICOTYLÉE	longueur	7,20	10,00	—
	largeur	7,00	8,50	—
	surface	50,00	83,00	—

Le pétiole des grandes feuilles, dans les espèces précédentes, est habituellement plus court qu'à l'état normal.

Dans les espèces à germination épigée et à petites graines, les cotylédons étiolés s'accroissent souvent beaucoup après la mise à la lumière et ils reverdissent. Mais ils n'acquièrent les dimensions normales que lorsque l'étiolement a été de très courte durée. Les feuilles ordinaires ne dépassent pas les dimensions des feuilles des témoins; elles sont en retard dans leur développement. Souvent elles restent moins développées qu'à l'état normal.

(A suivre).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

PUBLIÉS

SUR LES MUSCINÉES

DEPUIS LE 1er JANVIER 1895 JUSQU'AU 1er JANVIER 1900 *(Suite)*

2° Suède.

Un récit d'excursions très intéressantes sur la paroisse de Tasjö, faites par MM. Arnell et Jensen, nous donne une bonne idée de la flore subalpine de cette région (1). Ce territoire est situé à l'extrémité N.O. de la province d'Angermanland, au nord du 64° de latitude. Le point le plus élevé, le Tasjöberg atteint 650 m. Il y a des bas-fonds marécageux, des tourbières, des forêts ombragées, etc. Le territoire est traversé par le Saxelf et deux lacs. Le sol appartient au Gabbro, au Gneiss, au granite, aux quarzites et surtout aux schistes alunifères. La flore phanérogamique de la région était bien connue depuis les recherches de Fristedt et de Lœstadius ; mais la flore des Mousses était tout à fait inconnue. Bien que les auteurs aient consacré seulement une courte période à l'exploration (13-22 Juillet 1894), les résultats sont très abondants, surtout pour la région des schistes alunifères. En tout les auteurs ont observé 330 espèces ou variétés, dont plusieurs sont nouvelles pour la science : *Oncophorus suecicus*, *Hypnum tromsoeense*, *Martiniella gymnostophila*, *Dicranum fuscescens*, var. *tortum*, *Dicranum longifolium*, var. *ditrichiforme*, *Hylocomium parietinum* var. *secundum*. L'*Oncophorus suecicus* (2) est une belle espèce voisine de l'*O. polycarpus*, qui avait déjà été trouvée par M. Arnell, en 1870, dans le Jemtland, et qui a été revue en 1894 par les auteurs.

Le *Hypnum Tromsoeense* Kaurin et Arnell avait d'abord été trouvé par M. Kaurin à Tromsoe en Norwège, mais il était resté inédit. Il a été retrouvé sur le territoire de Tasjö.

Il y a en outre une quarantaine d'espèces rares ou nouvelles pour la Suède ; 37 espèces donnant à la flore un caractère subalpin tout à fait positif. Ce caractère ressort encore de ce fait que plusieurs espèces qui sont fréquentes dans le Sud de la Suède deviennent ici très rares, ou bien même manquent complètement. Enfin on y trouve aussi plusieurs

(1) H. W. Arnell et C. Jensen : *Ein bryologischer Ausflug nach Tasjö* (K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, 1896, 64 pp.).

(2) H. W. Arnell et Jensen : Oncophorus suecicus *sp. n.* (Revue bryologique, 1895, p. 75).

Digitized by Google

espèces alpines. L'ouvrage se termine par l'énumération des espèces accompagnée de nombreuses notes.

M. Persson (1) a publié une liste des Mousses nombreuses et souvent rares qu'il a rencontrées autour de la ville de Kongelf, aux confins des provinces de Vestergotland et de Bohusland. A noter une espèce nouvelle pour la Suède, le *Campylopus atrovirens*.

M. Bryhn (2) a consacré une semaine de l'été de 1898 à l'exploration de la montagne de Norbyknöl dans la province de Medelpad. La végétation bryologique en était peu connue. La flore des Mousses de cette petite localité s'élève à 275 espèces. Parmi les plus intéressantes il faut noter : *Pylaisia suecica, Orthotrichum boreale* et *Hypnum tromsoeense* qui n'avaient encore chacun qu'une localité en Suède, puis *Bryum Stirtoni, Philonotis cæspitosa, Plagiotheeium curvifolium* et *Pl. Ruthei* qui sont nouveaux pour la Suède.

M. Arnell (3) dans ses études sur les Mousses de la Scandinavie, s'est appliqué à mettre en relief les variations du *Bryum capillare* dans cette région. Il admet d'abord l'autonomie du *B. elegans*, tout au moins comme sous-espèce du *B. capillare*. De ce dernier, on connaît quelques variétés dans la Scandinavie, par exemple la var. *flaccidum* Br. eur., qui aurait son pendant dans certaines variétés du *B elegans*. La var. *meridionale* se rencontre aussi en Suède, mais la présence de la var. *cuspidatum* Schmp. est douteuse. Le *Bryum elegans* est plus riche en formes : on trouve la var. *α typicum* (— var. *cochlearifolium* et *Ferchelii*), β. *carinthiacum*, γ *norvegicum* Kaurin et Arnell *var. n.* et δ *rosulatum*. Cette dernière est plutôt méridionale, les autres au contraire sont septentrionales. Le *B. elegans*, à l'exception de la variété *rosulatum*, est considéré par l'auteur comme remplaçant le *Br. capillare* dans les régions septentrionales.

L'auteur termine son article par l'indication de plusieurs localités nouvelles en Suède de l'*Amblystegium glaucum* Lindb., var. *decipiens* Lindb.

Dans une autre note M. Arnell (4) indique que le *Bryum versisporum* Bomänsson (5) trouvé d'abord dans l'île d'Aland, existe aussi en Suède, près de Dalarne, et qu'il en a vu des échantillons recueillis en France par M. Boulay. C'est une espèce voisine du *B. fallax* et qui a des spores de taille très variable. Dans la même note l'auteur décrit aussi plusieurs espèces nouvelles : *Bryum rivulare*, voisin du *B. mildeanum*, trouvé dans la province de Vestergotland et le *Br. angermannicum*, voisin du *B. intermedium*, qui a été rencontré dans trois localités de

(1) I. Persson : *Bidrag till Vestergötland och Bohusläns mossflora* (Bot. Notiser, 1896, p. 81-85).

(2) N. Bryhn : *Mosslist frä Norbyknöl* (Bot. Notiser, 1899, p. 57-69).

(3) H. W. Arnell : *Moss-Studier* (Bot. Notiser, 1896, p. 97-110).

(4) H. W. Arnell : *Moss-Studier* (Bot. Notiser. 1898, p. 49-64, 1 pl.).

(5) Cf. Bomänsson (Revue bryologique, 1896, p. 91).

Digitized by Google

la province d'Angermanland (1). Deux variétés nouvelles sont décrites pour le *B. affine* Lindb., les var. *urnigerum* et *cylindricum*. Les formes d'ailleurs très variables de la capsule de cette espèce sont figurées dans une planche. Enfin une dernière espèce nouvelle, le *Br. Arvenii*, voisine du *B. bicolor* et trouvée dans le Vestergotland est encore décrite.

M. Warnstorf (2) a décrit une espèce nouvelle d'*Hypnum*, l'*H. trichophyllum*, provenant de la Laponie.

Une nouvelle espèce de *Weisia* est décrite aussi par M. Kindberg(3), le W. *Perssoni*, découverte par M. Persson, en Scanie, en 1898.

M. Arnell (4) décrit une nouvelle espèce de *Bryum* du groupe des *Eucladodium*, le *B. grandiflorum*, voisin du *B. inclinatum*, découvert dans la province de Gestrikland où, paraît-il, cette espèce est assez répandue.

Je cite enfin ici quelques notes que je ne connais que par le titre : J. Hagen : Webera lutescens *Limpr. i Sverige?* (Bot. Notiser, 1897, p. 171-172). — R. Sernander : *Vara Torfmossar* (Student-foreniger verdandis Sniaskrifter, 1897, Stokholm).

5° Russie.

Les Mousses recueillies à la Nouvelle-Zemble, de 1891 à 1895, et étudiées par M. Ekstam (5), montrent que la flore bryologique de cette île a les plus grands rapports avec celle du Spitzberg ; toutes les espèces qui y ont été trouvées jusqu'ici se rencontrent également au Spitzberg. On connaissait aussi quelque peu la flore bryologique de l'île Waigatsch, située près de la Nouvelle-Zemble. Parmi les espèces citées, dix-sept sont nouvelles pour la Nouvelle-Zemble, alors qu'elles étaient déjà connues à Waigatsch.

L'île d'Aland, en face des côtes de la Finlande a fourni dans les dernières années un assez fort contingent de *Bryum* nouveaux, étudiés consciencieusement par M. Bomansson (6). Le voisinage de la mer paraît favorable au développement des espèces de ce genre, et peut-être y a-t-il là dans quelques cas une adaptation spéciale à ce milieu particulier. En 1896, l'auteur décrit *Bryum alandicum* et *B. versisporum*; en 1897, *B. lutescens* qui se place entre *B. densum* et *B. arcticum*, puis *B. maritimum*, voisin du *B. Marattii*; en 1898, *B. littoreum* ; en 1899, *B. ovarium*,

(1) Cf. H.-W. Arnell : *Musci novi* (Revue bryologique, 1898, p. 1.).

(2) C. Warnstorf : *Miscellanea der europäischer Moosflora* (Alg. bot. Zeitschrift für Systematik. Beihefte, p. 28-43).

(3) N.-C. Kindberg : *Om Möss slägtet* Weisia (Bot. Notiser, 1898, p 197).

(4) H.-W. Arnell : Bryum (Eucladodium) grandiflorum n. sp. (Revue bryologique, 1899, p. 36-37).

(5) O. Ekstam : *Beiträge zur Kenntniss der Musci Novaja Semlja's* (Tromso Museum Aarshefter, 1898, p. 82-80).

(6) J. O. Bömansson *in* Revue bryologique, 1896, p. 90; 1897, p. 10 ; 1898, p. 10; 1899, p. 9.

Digitized by Google

B. contractum, voisin du *B. Hagenii*, *B. stenotheca*, *B. tumidum*, *B. bergoense*. Ce dernier a été retrouvé sur la côte suédoise par M. Arnell.

Une Sphaigne nouvelle de la Finlande, le *S. cupulatum* Lind. fil., du groupe des *Sphagna cuspidata* est décrite par M. Warnstorf (1), et une autre de Batoum (Caucase), le *S. batumense*, est aussi décrite par le même auteur. Elle appartient au groupe des *Sphagna subsecunda*.

M. Mikutowicz (2) a publié une liste de trente-trois Mousses des Provinces baltiques, dont vingt-deux sont nouvelles pour la région.

M. Zelenetzki (3) a publié une liste de 32 Mousses et de six Hépatiques de la Crimée, la plupart vulgaires et qui ne donnent pas une idée bien attrayante de la flore bryologique de cette région (4).

6° Belgique.

MM. Mansion et Clairbois (5) qui avaient déjà donné la liste des Mousses de Huy (Cf. Revue précédente) continuent par une énumérade 64 Hépatiques et de 10 Sphaignes avec de nombreuses variétés.

De son côté M. Lochenies (6), qui a étudié à fond une localité intéressante des confins de la Belgique et de la France, le bois d'Angres, en énumère les richesses.

(1) C. Warnstorf : *Beiträge zur Kenntniss exotischer und europäischer Torfmoose* (Botanisches Centralblatt, 1898, II, p. 385).

(2) J. Mikutowicz : *Zur Moosflora der Ostseeprovinzen* (Correspondenzblatt der Naturforsch. Vereins zu Riga, 1899).

(3) N. Zelenetzki : *Matériaux pour l'étude de la flore bryologique de la Crimée* (Bull. de l'Herb. Boissier, t. IV, p. 603-608).

(4) Non consulté : Brenner : *Kajana Œsterboten och angränsande deler af Norra Œsterboten och Norra-Karelin* (Bot. Notiser, 1896, n° 4).

(5) A. Mansion et P. Clairbois : *Les Muscinées de Huy et des environs* (Bull. du cercle des naturalistes hutois, 1895, p. 113).

(6) G. Lochenies : *Florule des Mousses, Hépatiques et Lichens croissant au bois d'Angres* (Mém. et public. de la Soc. des Sc. du Hainaut, 5e série, IV, p. 277).

(*A suivre*). L. Géneau de Lamarlière.

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE PHYSIOLOGIE ET DE CHIMIE

VÉGÉTALES

PARUS DE 1893 à 1900 (*Suite*)

III. Les principes chimiques contenus chez les végétaux

Les différents travaux qui ont trait à la constitution chimique des végétaux sont extrêmement nombreux et assez difficiles à grouper. Nous nous placerons, en les analysant, au point de vue complexe de la nature, de la localisation, de la formation, de la migration et de la signification physiologique des principes chimiques des plantes. Il en résulte que dans cette étude se trouvera comprise la chimie des fonctions de réserve et de sécrétion ; mais nous laisserons de côté, pour la traiter plus loin, la physiologie de l'absorption et de l'assimilation.

Nous nous occuperons successivement des matières minérales, des matières organiques de la série grasse, puis de la série aromatique. Nous traiterons à part des matières colorantes des végétaux, des diastases, puis des travaux divers qui ne rentrent que très difficilement dans l'une quelconque des catégories venant d'être indiquées.

Matières minérales. — Berthelot (1) est revenu récemment sur la question du dosage du *soufre* et du *phosphore* dans les végétaux et dans leurs cendres et il a montré combien le procédé de l'incinération ménagée ou de l'ébullition prolongée avec l'acide azotique concentré, sont assez souvent inexacts.

Le même auteur est revenu aussi sur la présence et le dosage du *chlore* dans les plantes (2). Les plantes renferment, en effet, une petite quantité de chlore et l'on admet que cet élément s'y trouve sous forme de chlorures alcalins et terreux. Cependant l'existence de certains composés organiques d'iode dans les varechs et dans le corps thyroïde autorisent à quelque réserve. Il paraissait donc utile d'instituer des méthodes propres à doser le chlore total dans un tissu organique, quel que soit l'état de combinaison. Ce problème est précisément analogue

(1) Berthelot. C.-R. CXXVIII. 17.
(2) Ibid. CXXVIII, 23.

Digitized by Google

à celui qui a été traité au sujet du soufre et du phosphore et la solution est facile à obtenir par la même méthode qui sert à doser le soufre ou le phosphore total. Les expériences ont montré que, quelle que soit la répartition des acides et des bases dans la plante, la dose du chlore est dans la plupart des cas trop forte, comparée à celle du sodium, pour que l'on puisse admettre que tout ce chlore ait pénétré dans la plante actuelle à l'état de chlorure de sodium, à moins de supposer qu'une portion de ce sodium ait été éliminée par quelque double décomposition ou précipitation au moment de l'absorption par les racines du liquide susceptible de renfermer du chlorure de sodium en dissolution.

Berthelot et André (1) ont étudié la présence et la répartition de *l'alumine* chez les végétaux. L'alumine a été isolée en nature après avoir séparé le fer par les moyens connus et l'acide phosphorique à l'état de phosphomolybdate. Ces auteurs ont trouvé que l'alumine peut exister dans les cendres des plantes annuelles pourvues de racines abondantes et profondes; la proportion de ce corps s'est montrée comparable à celle des autres bases dans la Luzerne; l'alumine coexistait avec l'acide phosphorique, mais elle n'arrivait aux feuilles qu'en proportion infinitésimale. L'alumine d'ailleurs, aussi bien que le phosphate d'alumine peut être maintenue en dissolution et dès lors absorbée en présence des acides citrique, tartrique et congénères.

L'*iode* a fait l'objet d'un certain nombre de recherches publiées en 1898 et en 1899 par Armand Gautier (2). L'air de la mer étant particulièrement riche en iode, exclusivement localisé dans des particules en suspension et de nature organique, l'auteur a pensé que cet élément était entraîné à l'état d'Algues microscopiques ou de spores iodées issues des eaux de la mer. Mais l'air des continents renferme aussi de l'iode sous la même forme quoique en moindre proportion. Aussi y avait-il lieu de se demander si l'iode n'existe que dans les Algues marines et s'il ne pourrait pas se faire qu'il fût indispensable à la constitution de tous les végétaux de cette grande classe.

Les Algues d'eau de mer contiennent de 7 milligrammes à 60 milligrammes et plus d'iode pour 100 grammes de plantes fraîches, soit en moyenne 12 milligrammes, nombre qu'il faut multiplier par 5 environ si on le rapporte à la plante desséchée: 100 grammes d'Algue sèche d'eau salée contiennent donc en moyenne 60 milligrammes d'iode.

On rencontre aussi de l'iode dans les Algues d'eaux douces courantes et stagnantes, dans celles qui se développent sur la terre humide, qui vivent en symbiose avec les Champignons pour constituer les Lichens, dans celles enfin qui se rencontrent dans les eaux sulfureuses froides ou chaudes et qui sont déjà presque des Bactériacées. Dans tous

(1) Berthelot et André. C. R. CXX, 288.
(2) Armand Gautier. C. R. CXXIX, 189.

Digitized by Google

les cas ces Algues appartenant aux divers ordres ne sont jamais dépourvues d'iode; elles en contiennent de $0^{mgr}25$ à $2^{mgr}40$ pour 100. Mais l'auteur n'a pas trouvé d'iode dans le Bacille de la diphtérie et n'a pu en déceler que des traces dans celui du tétanos.

Dans les Champignons, l'iode augmente ou diminue, semble même souvent disparaître suivant le milieu où ils se nourrissent; en un mot l'iode ne semble pas être, pas plus que dans le Tabac, le Cresson où on le voit parfois, un des éléments indispensables de leur protoplasma. Toujours présent, au contraire, dans les Algues vertes, souvent absent, quand elles sont incolores, l'iode semble entrer sinon dans la constitution du pigment vert, du moins dans celle de la matière protoplasmique des chloroleucites et s'y trouver sous forme d'une combinaison nucléinique à la fois richement phosphorée et iodée.

Chez les végétaux supérieurs, l'iode s'accumule en proportions variables bien que dans le sol il n'y en ait que des quantités parfois très faibles. C'est là un phénomène analogue à celui qui a été observé autrefois par Bunsen au sujet du lithium et par Grandeau au sujet du rubidium et du cœsium. Certaines familles, les Liliacées et les Chénopodiacées accumulent beaucoup plus d'iode que d'autres, les Solanées ou les Ombellifères par exemple. Dans une même famille, souvent un même genre, il y a des différences d'absorption d'iode très manifestes. C'est ainsi qu'un radis noir ne contient pas trace d'iode alors qu'une petite rave en contient $0^{mgr}180$ par kilogramme; de même pour une escarole ($0^{mgr}000$) et une laitue ($0^{mgr}096$).

L'iode a été *dosé* ainsi par Bourcet (1) grâce à une méthode nouvelle basée sur la *colorimétrie*.

Guérin (2) a mis en évidence dans le tissu ligneux des arbres, l'existence de composés organiques riches en *manganèse*. Toutes nos essences forestières renferment des composés semblables ayant les allures des combinaisons nucléiniques. Il paraît probable que le manganèse existe sous cette forme dans les tissus ligneux de tous les végétaux. L'analyse du bois de Hêtre a donné les résultats suivants, pour 100 parties :

C =	52,762	S =	0,666
H =	5,040	Ph =	1,297
A_3 =	4,600	Mn =	0,402

Pichard (3) a donné un procédé de recherches et de dosage rapides du manganèse dans les plantes et la terre végétale. C'est un procédé colorimétrique basé sur ce fait qu'une terre ou une plante renfermant des quantités notables de manganèse, la fusion avec le carbonate alcalin

(1) C.R. CXXVIII. 1120.
(2) C.R. CXXV. 311.
(3) C.R. CXXVI. 550.

Digitized by Google

donne une coloration verdâtre, caractéristique, et que confirme la couleur rosée qui se manifeste par l'addition seule d'acide nitrique.

Le *calcium* est, lui, beaucoup plus répandu que le manganèse, mais sa signification physiologique, donne encore lieu à bien des controverses. On se rappelle que, d'après Böhm et Schimper, le rôle principal de la chaux est de neutraliser l'acide oxalique qui se forme pendant la genèse des matières albuminoïdes et qui s'accumulant sous forme d'oxalate acide de potassium, serait toxique pour la plante.

Groom (1) se rallie à cette théorie, car il a constaté qu'un manque de chaux aboutit à une accumulation d'oxalate acide de potassium ; or cet oxalate nuit à l'action de l'amylase ; l'amidon ne pouvant plus émigrer, ralentit l'assimilation chlorophyllienne et l'on comprend que cette action ne se fasse pas sentir chez les jeunes plantes élevées dans un milieu dépourvu de chaux, car l'amidon, qui est une substance de réserve, n'apparaît dans la feuille qu'au bout d'un certain temps.

On sait que J. Clermont, pour la première fois, affirma l'existence de l'*eau oxygénée* chez les végétaux ; le fait a été combattu par Bellnès, affirmé de nouveau par Wurster et encore une fois contesté par Bokorny.

A. Bach (2) a été conduit à reprendre cette question à la suite de ses recherches sur le mécanisme de l'assimilation chlorophyllienne ; mais aucun des réactifs usuels de l'eau oxygénée, tétraméthylparaphénylènediamine, teinture de gaïac en présence de diastase, iodure de potassium, amidon en présence de sulfate ferreux, bioxyde de titane en solution sulfurique, acétate d'urane, bichromate de potasse, éther, ne peut lui donner de résultats sûrs et incontestables ; mais, ayant constaté que l'acide perchromique en solution éthérée transforme très facilement, en présence d'acide libre, l'aniline en matière colorante violette, l'auteur a utilisé cette réaction pour la recherche de l'eau oxygénée dont il a pu ainsi déceler l'existence dans 18 plantes vertes sur 25 qui ont été essayées.

(1) Groom : Annals ol Botany 10 (1896). n° 37, p. 91.
(2) A. Bach : C.-R. CXIX. 286, 1218.

(*A suivre*). Ed. Griffon.

425 — Lille Imp Le Bigot frères. Le Gérant : Th. Clerquin

Digitized by Google

UNE SÉRIE DE FEUILLES D'ORME

A RAMIFICATION LATÉRALE.

NATURE DE CETTE ANOMALIE

par M. Paul VUILLEMIN

L'*Ulmus campestris* présente fréquemment des feuilles à limbe plus ou moins double. Résumant les travaux de Moquin-Tandon, Schlechtendal père et fils, Masters, Delavaud, A. Braun, Suringar, Lange, Davey, Massalongo, Camus et ses propres observations sur cette anomalie, M. Penzig, en 1894, lui assigne deux origines distinctes. Tantôt la nervure médiane est bifurquée, soit au sommet seulement, soit jusqu'à la complète individualisation de leurs feuilles ; tantôt l'une des nervures secondaires les plus inférieures grandit et devient la nervure médiane d'une nouvelle foliole qui se détache latéralement à la base du limbe principal. En d'autres termes la ramification est tantôt terminale et dichotomique, tantôt latérale et monopodique.

C'est d'ordinaire la nervure secondaire la plus inférieure du côté le moins développé du limbe asymétrique qui s'individualise ; un petit limbe se détache alors à la base de la feuille principale. Souvent aussi on trouve deux petites folioles à droite et à gauche de la feuille : en sorte que le pétiole porte trois limbes comme dans une feuille trifoliolée, plus rarement deux folioles secondaires se détachent d'un même côté de la nervure médiane.

En général les folioles secondaires restent petites en comparaison de la feuille principale ; mais elles peuvent aussi grandir et atteindre à peu près la taille de la feuille-mère. On a alors des feuilles doubles difficiles à distinguer de celles qui proviennent d'une bifurcation médiane du limbe.

M. Penzig signale aussi la coexistence de la scyphogénie avec la ramification du limbe. Il a observé, près de Modène, de nombreux

Digitized by Google

échantillons d'ascidies à double sommet qu'on aurait aisément confondues avec des ascidies diphylles.

Ces anomalies multiples ne s'accompagnent pas d'habitude de troubles phyllotaxiques. Chaque feuille semble donc avoir en elle-même une tendance à se dédoubler, soit par division de la nervure médiane, soit par individualisation du limbe, principalement du côté le moins développé.

Dans un récent volume de la *Feuille des jeunes naturalistes* (1899), plusieurs articles ont été consacrés à la description de feuilles d'Orme bilobées et à l'interprétation de cette anomalie. La première description, due à M. Marty, se rapporte à des feuilles ramassées après leur chute, sans aucune indication sur leur disposition sur les tiges. Celle de M. l'abbé Breuil concerne un rejet qui portait 8 feuilles bilobées sur 14 ; elle nous montre que l'anomalie foliaire n'accompagnait aucune déviation phyllotaxique.

Les deux auteurs considèrent les deux lobes comme latéraux (première série de Penzig) ; mais, tandis que M. Breuil croit, comme M. Penzig, à la bifurcation de la nervure médiane et rapproche son cas des dichotomies si fréquemment observées chez le Laurier-Rose, le Trèfle, le Lierre, etc., M. Marty avance que la séparation des deux lobes résulte de la suppression d'un lobe médian. Pour l'expliquer, il invoque une influence héréditaire et un reliquat phylogénétique. Il appuie principalement son opinion sur la parenté de l'Orme avec le *Boehmeria biloba*, Urticée japonaise « où la bilobation, par atrophie de la nervure médiane et prédominance d'une paire de nervures latérales, non basilaires, est normale et constante. »

C'était chercher bien loin un point de comparaison et nous ne sommes pas surpris que cet argument isolé n'ait pas convaincu M. Gabelli. L'auteur italien déclare l'atavisme non justifié et consacre deux articles à exposer les divers procédés susceptibles d'amener la forme dimère. Ces vues d'ensemble ont un intérêt supérieur indéniable ; mais elles sont peu propres à nous éclairer sur le sujet particulier dont l'auteur n'avait pas les éléments en main. Nous ne saurons pas moins de gré à M. Rabaud de nous avoir, à propos des cas de M. Marty et de M. Breuil, exposé ses remarques judicieuses sur les anomalies simultanées et les anomalies qui en entraînent d'autres ; mais l'auteur n'était pas mieux en

Digitized by Google

mesure de se prononcer sur la valeur de l'hypothèse de M. Marty.

Afin de saisir exactement l'étendue de l'anomalie, rappelons d'abord l'organisation normale des feuilles d'Orme. Les rameaux adultes, nous disent les Flores, portent des feuilles distiques et inéquilatères. Tout le monde connaît la disposition de ces feuilles, qui donne à la frondaison de l'arbre une physionomie propre : une torsion du court pétiole amène tous les limbes d'un rameau à peu près dans un même plan. La moitié du limbe tournée vers le sommet du rameau et logée dans l'étroit sinus formée par l'axe et la nervure médiane est bien plus développée que l'autre. La moitié inférieure est comme tronquée à la base ; on dirait qu'il lui manque quelque chose. Retenons ce point.

Passons à la jeune plante provenant de la germination d'une graine ; car, avant de discuter une question phylogénétique, il est bon de nous renseigner sur l'ontogénie du sujet. La plante elle-même nous fournira peut-être un point de comparaison plus solide qu'une espèce japonaise d'une famille, tout au moins d'une tribu différente. Dutrochet déjà enseignait que les cotylédons sont suivis de feuilles opposées régulièrement décussées sur un nombre indéterminé de nœuds. C'est à Steinheil que nous devons sur ce point des renseignements précis et des vues ingénieuses.

Dans un premier mémoire daté de 1835, Steinheil nous apprend qu'il existe au moins deux paires de feuilles primordiales opposées et disposées en croix. Dans le cas habituel, le nœud suivant, soit le troisième après les cotylédons, porte encore une paire de feuilles croisant la précédente ; mais l'une d'elles est réduite à une écaille semblable à une stipule. Une seule exception lui a montré cet appendice plus développé et accompagné d'une stipule d'un seul côté : ce qui suffit pour écarter le moindre doute sur sa nature foliaire. Au nœud suivant, la même réduction se répète ; les deux appendices se montrent superposés aux précédents, la grande feuille au-dessus de la grande feuille, la feuille réduite au-dessus de la feuille réduite. En même temps les stipules du membre privilégié ont augmenté de volume aux dépens des matériaux retranchés de la feuille opposée. A partir de ce niveau les feuilles sont isolées et régulièrement distiques ; le dernier vestige de la feuille opposée a disparu.

Dans un Mémoire posthume publié en 1843, Steinheil cite une

Digitized by Google

plante d'Ortie à feuilles distiques comme les feuilles d'Orme, et, chez le seul *Splitbergera biloba* (qui n'est autre chose que le *Bœhmeria biloba* mentionné par M. Marty pour un tout autre motif), il signale des feuilles alternes, des feuilles opposées et des verticilles ternaires.

Résumons ces données concernant l'état normal de l'Orme. La disposition distique qui caractérise les feuilles adultes dérive de la disposition décussée que l'Orme présente lui-même au début de son évolution individuelle et qui se maintient pendant toute la vie chez des plantes du même groupe. La transformation est réalisée par la transformation de l'une des feuilles. L'avortement est graduel et laisse subsister des formes de passage ; il entraîne la suppression de deux orthostiques, en sorte que toutes les feuilles alternes s'insèrent sur les deux intersections d'un seul plan passant par l'axe de la tige.

Si la feuille définitive qui a remplacé la paire initiale, résultait de la fusion de deux feuilles, l'apparition de feuilles bilobées s'expliquerait par un simple retour à l'état primitif, par la séparation des deux membres confondus. Mais cette première explication, la plus simple de toutes, est inadmissible, puisque la seconde feuille a été supprimée et non fondue dans celle qui reste.

Cependant, l'avortement d'une feuille s'est fait au profit de l'autre, puisque nous avons vu, dès le début de l'atrophie de l'une, une augmentation de volume des stipules de l'autre. Il est donc exact de dire, qu'à la période adulte, chaque feuille d'Orme tient la place et absorbe les matériaux d'une paire de feuilles opposées. La feuille simple est donc formée des matériaux de deux feuilles : nous en avons une preuve ontogénétique et accessoirement une preuve phylogénétique, dans la mesure où la phylogénie concorde avec les données positives de l'ontogénie. Une telle feuille est prédisposée, plus qu'une autre, à dissocier ces matériaux et, dans ce sens, nous arrivons au même point que M. Marty, qui croit à une influence phylogénétique.

Mais pour que cette tendance héréditaire latente se réalise, il faut un déterminisme spécial et ce déterminisme est peu connu.

Pous résoudre ce problème obscur, il est utile de connaître l'anomalie à tous ses degrés, depuis les formes les plus voisines de l'état normal jusqu'aux formes le plus complètement déviées. A cet

Digitized by Google

égard les observations simultanées sur des pieds de même origine et de même habitat présente plus de sécurité que l'étude d'une foule de spécimens pris au hasard et classés arbitrairement dans la même série d'après un degré de ressemblance qui peut n'être qu'apparent. J'ai bien souvent rencontré des feuilles d'Orme à deux lobes, si souvent même, que cette anomalie m'apparaît comme l'expression d'une propriété normale de cet arbre. L'anomalie se répète, avec des différences quantitatives, sous un aspect si constant, que ses caractères sont, pour ainsi dire, spécifiques.

Je ne veux m'occuper ici que d'une seule récolte, comprenant sept rameaux ramassés près de Nancy, le 15 août 1895, parmi les branches basses d'une avenue plantée dans un fond humide. Ces sept rameaux portent en tout 92 feuilles, dont 48, soit plus de moitié, ramifiées à divers degrés et 44 normales ou simplement ondulées par suite du grand développement du limbe.

Dans tous les spécimens, la nervure médiane est intacte et la moitié supérieure de la feuille est restée normale, superposable à celle des feuilles ordinaires, gibbeuse à la base comme elles, ni plus ni moins. En aucun cas, il ne pouvait être question ni d'avortement d'un lobe médian, ni de bifurcation de la nervure principale. La modification portait tout entière sur la moitié inférieure de la feuille. Cette remarque nous permet de séparer nos feuilles anormales de toutes celles que M. Penzig rapporte à sa première catégorie et d'éliminer, en ce qui les concerne, les théories qui, comme celles de MM. Marty et Breuil, se basent sur la croyance, justifiée ou non, en une bifurcation de la nervure médiane.

Je diviserai mes 48 feuilles en deux catégories: d'une part celles qui possèdent deux limites distinctes, de l'autre celles dont le limbe supplémentaire n'est pas entièrement séparé du limbe normal. La première compte 12 feuilles, la seconde 36. Leur rapport est donc exactement de 1 à 3. Les feuilles supplémentaires ont un limbe complet dans un quart des cas.

Ces feuilles supplémentaires complètes se présentent sous deux aspects : huit sont représentées par un tout petit limbe, dont la longueur varie de 12 à 26 millimètres, généralement sessile, parfois muni d'un pétiole ne dépassant pas un millimètre et demi, logé dans l'échancrure de la base du limbe principal et appliqué à ce dernier. Ce limbe reproduit en miniature l'image du grand ; il

Digitized by Google

présente en effet, comme lui, deux moitiés asymétriques, la supérieure gibbeuse à la base, l'inférieure comme tronquée.

Les quatre autres ont un limbe peu différent du principal. Dans l'une d'elles, la différence est insignifiante ; sa nervure médiane atteint 50mm5, tandis que celle du limbe normal mesure 54mm ; les pétioles sont distincts jusqu'à la base. Dans une autre où la différence atteint le maximum, le limbe principal a 75 mm, le limbe accessoire 55mm avec un pétiole propre sur une longueur de 2mm. Les deux autres ont un limbe accessoire sessile de 63mm, un limbe principal de 75 mm. L'asymétrie est moins marquée dans ces limbes accessoires volumineux que dans les limbes miniatures.

Dans les 36 spécimens de la seconde catégorie, la nervure principale de la ramification est distincte dès la base 6 fois, séparée au-dessus de la première nervure 6 fois, de la seconde nervure 12 fois, de la troisième 9 fois, de la quatrième 2 fois. Enfin, une seule feuille présente un limbe plus large dans la moitié inférieure que dans la supérieure, tout en gardant une légère échancrure à la base ; mais on n'y voit pas de nervure principale secondaire, ni de lobe détaché.

Les trente-six cas de la seconde catégorie forment évidemment une série continue avec les quatre de la première où le limbe accessoire offre des dimensions analogues à celle du limbe principal.

Les huit feuilles munies d'une miniature de limbe superposée à leur base se rattachent-elles à la même série ? L'assimilation est moins évidente. On peut invoquer en sa faveur la forme spéciale du petit limbe avec sa moitié supérieure gibbeuse et sa moitié inférieure tronquée comme dans les feuilles normales. Mais il ne faut pas oublier le fait rapporté par M. Penzig, qu'on trouve souvent deux petites folioles à la droite et à gauche de la feuille, phénomène irréducticle à notre série, où la ramification se fait uniquement sur le bord inférieur. Je ne sais si, dans ces cas, les deux folioles basilaires reproduisent la forme particulière du limbe, car je n'ai pas rencontré de ces feuilles d'apparence trifoliolée.

Cependant je dois signaler un spécimen où un petit limbe s'était détaché à la base de la moitié inférieure d'un limbe, ramifié d'autre part au niveau de la troisième nervure de la même moitié. La coexistence de ces deux anomalies semblait peu favorable à l'idée de leur équivalence et de la substitution de l'une à l'autre. Mais.

Digitized by Google

l'exception à la règle n'était qu'apparente. Effectivement le petit lobe indépendant, long de 8mm, large de 5mm, avait bien deux moitiés comme les feuilles complètes; mais il se distinguait des limbes accessoires de la première catégorie, en ce que sa moitié supérieure était très réduite, bien plus petite que sa moitié inférieure. Je crois donc qu'il s'agit d'une simple oreillette détachée de la base de la ramification du limbe, par suite de la croissance exubérante de tous les appendices du rameau, arrivée à ce niveau à son apogée, comme nous le verrons dans un instant.

Il reste à vérifier si le petit limbe détaché de la moitié supérieure dans les feuilles en apparence trifoliolées ne se comporte pas de même.

L'unité de ces diverses anomalies n'est pas prouvée seulement par la sériation continue des formes; elle ressort en outre de l'ordre dans lequel elles se succèdent sur une même tige. Sur un rameau, deux feuilles à limbe miniature étaient séparées par une feuille à limbe accessoire volumineuse et précédées d'une feuille à nervures médianes distinctes dès la base. Sur un autre, on comptait trois feuilles à limbe miniature, une à deux limbes presque égaux et six ramifiées au-dessus de la première ou de la seconde nervure, sans compter la feuille sans ramification apparente que nous avons rattachée à la même série, en raison, tant de la dilatation de la moitié inférieure du limbe que de sa position au milieu des feuilles frappées des anomalies précédentes. Enfin la double anomalie qui nous a particulièrement intrigué par la coexistence d'une ramification de la moitié inférieure du limbe au niveau de la troisième nervure et d'une oreillette indépendante à la base de la même moitié, avait frappé une feuille d'un rameau qui portait neuf feuilles monstrueuses consécutives. C'était la cinquième, celle du milieu, par conséquent. Elle était précédée de quatres limbes ramifiés au-dessus de la deuxième ou de la troisième nervure, suivie immédiatement de deux feuilles dont la nervure médiane se ramifiait dès la base, puis de deux feuilles semblables aux premières.

Tous les cas particuliers, en apparence dissemblables et pourtant étroitement apparentés, offerts par nos quarante-huit feuilles monstrueuses, se résument en une formule générale : de la moitié inférieure de la feuille se détache plus ou moins complètement

Digitized by Google

une feuille nouvelle. Cette individualisation présente tous les degrés, depuis la séparation d'un simple lobule jusqu'à l'apparition d'un limbe entier et même d'une portion de pétiole à sa base.

Pourquoi l'anomalie frappe-t-elle la moitié inférieure et non l'autre? Ce contraste a nécessairement sa source dans la différence de forme et de rapports des deux moitiés.

La moitié supérieure est la plus ample; elle est plus apte que l'autre à fournir les matériaux d'un dédoublement et pourtant elle reste étrangère à l'anomalie. Il ne s'agit donc pas d'un dédoublement.

La moitié inférieure est incomplète, comme tronquée à la base. Mais, dans les conditions habituelles, ce retrait est occupé par la gibbosité de l'autre moitié de la feuille précédente. Grâce à ces saillies et à ces retraits, la double série des feuilles d'un rameau, amenée dans un même plan par la torsion des pétioles, forme une lame verte presque continue de chaque côté de l'axe; le rameau se comporte comme le rachis d'une feuille composée. Ainsi solidarisés, axe et appendices réalisent un organe complexe admirablement agencé pour étaler à la lumière la plus ample surface qui puisse être consacrée aux fonctions chlorophylliennes.

Cependant cette disposition régulière s'altère dans les parties ombragées de l'arbre et dans les rejets verticaux. Les feuilles y deviennent plus volumineuses, moins étalées dans un plan. Les conditions qui ont créé, par adaptation, l'asymétrie de la feuille disparaissant, on s'attendrait à voir le limbe se régulariser en comblant, avec les matériaux exubérants, l'échancrure de la moitié inférieure du limbe. Ce serait une adaptation naturelle aux conditions nouvelles.

Mais cet emploi logique des matériaux ne s'effectue pas. L'atavisme reprend ses droits, dès que l'équilibre actuel est rompu. L'anomalie qui se montre si régulièrement en pareil cas ne peut être attribuée qu'à une réversion. La ramification du limbe se montre en effet le plus souvent sur ces rameaux déviés; l'observation de M. Breuil concorde sur ce point avec les miennes.

Alors la base tronquée de la moitié inférieure offre à une formation nouvelle un espace libre qui manque à la moitié supérieure; une ramification se détache de ce côté plus ou moins complètement et donne tous les degrés de l'anomalie, depuis le lobe jusqu'à la

Digitized by Google

feuille complète. La ramification des feuilles, qui simule souvent une bilobation ou un dédoublement, est donc une réversion vers l'état primitif représenté par les feuilles primordiales décussées des plantules d'Orme, par toute la frondaison des espèces voisines à feuilles opposées.

L'hérédité crée seulement une prédisposition. La tendance latente à reproduire la seconde feuille normalement avortée à l'état adulte est réveillée par des causes actuelles agissant immédiatement sur le bourgeon. Ces causes doivent être cherchées dans une orientation spéciale du rameau et dans une nutrition surabondante des rudiments foliaires.

La réapparition de la seconde feuille ne se fait pas en face de la première, car tous les matériaux convergent du même côté. Elle se fait dans l'espace libre ménagé sur le bord inférieur de la feuille par suite de la torsion constante des pétioles et de l'association physiologique de toutes les feuilles d'un rameau.

En dernière analyse, l'anomalie des feuilles d'Orme résulte de la combinaison de deux facteurs : 1° tendance *héréditaire* à donner deux feuilles à chaque nœud ; 2° développement inégal des deux moitiés de la feuille, par une disposition *acquise* en vue du perfectionnement des fonctions assimilatrices.

Les conditions actuelles déterminent la réalisation des tendances phylogénétiques sous une forme nouvelle. La ramification de la feuille est un reliquat phylogénétique ; la situation de l'appendice surnuméraire est réglée par les adaptations récentes réalisées dans la feuille de l'Orme au cours normal de son évolution ontogénétique.

Digitized by Google

ÉTUDES SUR LA TUBÉRISATION

par M. Noël BERNARD (*Suite*).

§ II. — Tubérisation et infection des jeunes plantules d'Ophrydées.

Je n'ai pas observé les premiers phénomènes de la germination : Irmisch et Fabre les ont fait connaître. La graine contient un embryon minuscule, ovoïde, indifférencié, muni d'un suspenseur. A la germination cet embryon s'accroît, déchire le tégument de la graine et donne un *axe embryonnaire* qui a la forme d'une toupie dont la pointe serait au point d'attache du suspenseur (fig. 7). La croissance se fait par l'extrémité opposée, de plus en plus élargie, où se différencie un bourgeon. La plantule plusieurs mois après la germination n'a pas dépassé cet état.

D'après Irmisch dont je reproduis ici l'une des figures, l'axe embryonnaire renflé comprend alors une zone corticale périphérique de cellules à contenu jaunâtre brunissant par l'iode et une région centrale essentiellement formée de parenchyme amylacé au milieu duquel se voit l'ébauche d'un unique cylindre central. Les plantules d'*Ophrys apifera* ont le même aspect et la même constitution, Fabre y signale aussi la zone périphérique de cellules à couleur jaunâtre ; il les considère comme des cellules contenant une *pelotte de bassorine*. Dans les deux cas il s'agit manifestement de cellules

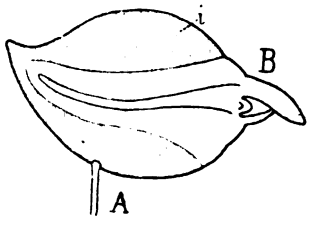


Fig. 7. — Jeune plantule d'*Orchis militaris*, d'après Irmisch (1). A, axe embryonnaire; B, bourgeon terminal; i, zone infestée. (Grossi 12 fois).

(1) Sur la figure originale d'Irmisch (Pl. I, fig. 21), la zone externe de cellules à contenu brun (cellules infestées) est limitée par un trait ; j'ai pointillé la région ainsi limitée pour la rendre plus distincte et faciliter la comparaison de cette figure avec celles que je donne plus loin.

Digitized by Google

infestées exactement réparties dans ces plantules comme dans celles du *Neottia Nidus-avis* que je décrirai plus loin (Voy. fig. 11 Pl. II).

Il y a évidemment infection très précoce de la plantule par la région où s'attachait le suspenseur. A ce fait je rattache le développement très lent, l'accumulation précoce de réserves, en un mot la tubérisation immédiate de la jeune plantule. Je n'insiste pas ici sur ces premiers phénomènes de la vie que j'aurai à examiner à propos du *Neottia Nidus-avis* et des Orchidées en général.

Dans la première année, le développement du bourgeon terminal de l'axe embryonnaire est toujours réduit : il se développe tout au plus une seule feuille verte de petite taille ; c'est à partir de ce bourgeon, comme Irmisch et Fabre l'ont noté d'une façon concordante, que se forme le premier tubercule de la plante ; ce tubercule s'isole à la fin de la première année entraînant avec lui le bourgeon terminal. La figure 8 représente en coupe une jeune plantule d'*Orchis montana* au moment où le premier tubercule est arrivé presque à son complet développement. Cette plantule entièrement souterraine n'avait ni feuille verte ni racine et était formée seulement de l'axe embryonnaire et du bourgeon terminal produisant le premier tubercule. L'axe embryonnaire, comme la figure l'indique, est largement infesté ; au-dessous de l'épiderme les deux premières assises corticales contenaient des champignons à hyphes bien distincts ; dans les assises corticales profondes, les pelotons mycéliens étaient uniformément dégénérés et réduits, dans chaque cellule, à une masse jaunâtre accolée au noyau ; le parenchyme central de l'axe embryonnaire ne contenait plus que de rares grains d'amidon, la presque totalité des réserves étant actuellement passée dans le jeune tubercule. Ce jeune tubercule n'a qu'un seul cylindre central, il est donc constitué par une seule racine courte et renflée, non infestée tout d'abord, prête à s'isoler avec le bourgeon terminal.

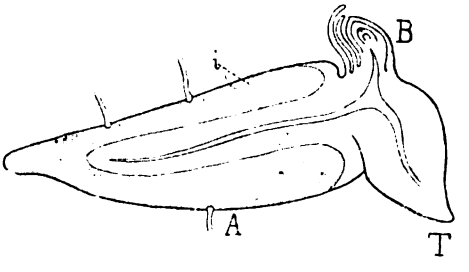


Fig. 8. — Jeune plantule d'*Orchis montana* récoltée en mai. A, axe embryonnaire; B, bourgeon terminal; T, premier tubercule; i, zone infestée. — Coupe longitudinale (grossi 6 fois).

Digitized by Google

L'importance de l'infection chez ces plantules de petite taille, au moment où se forme ainsi le premier tubercule, est certainement beaucoup plus frappante que quand il s'agit de plantes adultes dont les racines seules sont infestées. Le phénomène de tubérisation est aussi beaucoup plus marqué dans le jeune âge que plus tard. Ici, le seul bourgeon que la plante a produit sur son axe embryonnaire tubérisé, après avoir vécu près d'un an sur une plante largement infestée, n'est arrivé à se différencier qu'à peine ; disposant maintenant d'aliment, il ne se différencie pas davantage et produit un tubercule.

Ce jeune tubercule n'est pas infesté tout d'abord ; je l'ai vérifié pour l'*Orchis montana*. Irmisch signale chez les jeunes tubercules d'*Orchis militaris* l'absence de cellules brunes comme l'un des caractères qui les différencient de l'axe embryonnaire. Au reste, c'est là un exemple de la règle qui veut que l'infection ne gagne pas les tissus en voie d'active croissance. Dès la première année, comme pendant toute la vie, la formation d'un tubercule a pour résultat de soustraire momentanément à l'infection l'un des bourgeons de la plante ; mais le bourgeon qui s'isole avec le premier tubercule indemne, de petite taille, n'en est pas débarrassé pour longtemps.

Chez l'*Orchis montana* comme chez l'*Orchis militaris* et l'*Ophrys apifera*, le bourgeon isolé avec le premier tubercule se développe en un court rhizome charnu qui se raccorde au tubercule par une large base d'insertion. Ce rhizome a sensiblement le même diamètre que le tubercule ; sans une étude attentive on pourrait prendre l'ensemble pour un organe unique comparable aux tubercules de la plante. La présence d'écailles munies de nervures dont les vaisseaux se raccordent à ceux du cylindre central, rend toute erreur d'interprétation impossible. Le rhizome peut porter des racines; chez l'*Orchis montana* je n'en ai jamais vu qu'une, développée à la partie antérieure du rhizome (fig. 3, Pl. I) ; l'apparition en avait été manifestement tardive. Le tubercule et le rhizome, sur lesquels se développent de longs poils épidermiques, doivent servir tout d'abord à la jeune plantule d'organes d'absorption.

Les plantules de seconde année présentent à la fois les deux particularités qui se rencontrent chez celles de première année ;

Digitized by Google

elles sont largement infestées et c'est leur bourgeon terminal qui produit un tubercule. Ces deux particularités se voient sur les figures 3 et 4 (Pl. I) qui représentent une plantule récoltée en mai, arrivée à la fin de sa seconde année. Le bourgeon terminal, après avoir produit quelques feuilles, dont une une feuille déployée hors du sol, produit un tubercule. Ce tubercule de seconde année (t_2), de taille beaucoup plus considérable que le tubercule de première année (t_1), renferme quatre cylindres centraux, et comme tous les jeunes tubercules, il est indemne d'endophyte. L'infection s'étend à ce moment au premier tubercule et à presque tout le rhizome. De même que pour l'axe embryonnaire, les assises externes de la zone infestée contiennent des pelotons à hyphes bien distincts qui se prolongent parfois jusque dans les cellules épidermiques ou dans les poils et peuvent communiquer avec des hyphes extérieurs à la plante ; à la partie interne, les pelotons sont dégénérés en masses jaunâtres dans toutes les cellules ; l'amidon du parenchyme central indemne a presque complètement disparu, sauf à la partie antérieure du rhizome, où il est encore abondant.

Comme je l'ai dit, l'infection ne se propage pas de l'axe embryonnaire au premier tubercule, c'est par le sol que se fait une contamination nouvelle de la plantule de seconde année, ses organes absorbants (tubercule et rhizome) étant envahis par l'endophyte. Cette contamination se produit évidemment très peu de temps après l'isolement du tubercule de première année. Au cours de la seconde année, et pour des plantules moins avancées que celle de la figure 3 (Pl. I), j'ai toujours trouvé une infection étendue ; Fabre (1), pour l'*Ophrys apifera*, signale l'apparition de cellules brunes « *à bassorine* » dans le premier tubercule dès l'époque de son isolement, après qu'il s'est couvert de poils absorbants. Les plantules de seconde année de l'*Orchis militaris* sont certainement aussi infestées ; Irmisch (2) indique l'analogie histologique complète qu'il y a entre leur rhizome et l'axe embryonnaire.

Ainsi, dans la seconde année, la plante isolée disposant de peu de réserves, développe de suite des organes absorbants qui s'infestent largement. Le bourgeon de la plantule infestée ne continue sa différenciation qu'avec lenteur ; il donne naissance à un nouveau

(1) Fabre. — Germination des Ophrydées, p. 166.
(2) Irmisch. — Morphol. der Orchideen, § 13, p. 10.

Digitized by Google

tubercule plus volumineux cette fois, et, isolé avec lui, il est pour un moment, soustrait à l'infection. Dès ce moment, le développement se fait suivant le mode que j'ai indiqué pour les plantes voisines de l'état adulte ; des périodes de non infection alternent régulièrement avec des périodes d'infection. Le bourgeon isolé avec chaque tubercule a, pour ainsi dire, le temps de se différencier avant que des organes absorbants (racines) se développent et s'infestent ; *ce sont désormais les bourgeons axillaires qui, dans la période d'infection, donnent les nouveaux tubercules.*

Il me paraît donc que *le mode de développement des bourgeons est étroitement lié au mode d'infection de la plante* ; le cas qu'il me reste à étudier en donnera un exemple nouveau et montrera que les bourgeons isolés de plantes adultes peuvent évoluer comme les bourgeons de plantules si l'infection change de mode.

J'ai déjà dit que parmi les divers bourgeons axillaires comparables qu'une plante produit à la fin de la première période (b_1 b_2, fig. 4), un seul donne un gros tubercule, mais les autres peuvent s'isoler après s'être tuberculisés faiblement et concourir à la multiplication de la plante. Ces bourgeons, isolés avec de petits tubercules se développent aussi de suite en rhizomes absorbants qui s'infestent ; ils évoluent alors exactement suivant le mode des bourgeons de plantules de seconde année, et se tuberculisent avant de s'être différenciés notablement.

La figure 5 (Pl. I), représente une jeune plantule ayant l'origine que je viens dire : un fragment de la tige sur laquelle le petit tubercule et son bourgeon étaient nés lui était encore attaché (1). La figure 6 qui montre l'aspect d'une coupe longitudinale de cette plantule met en évidence les deux particularités que j'indique : large infection du rhizome et formation d'un tubercule à partir du bourgeon principal. On voit ici encore qu'un même bourgeon a produit successivement deux tubercules ; le premier (t) s'est formé alors que le bourgeon était attaché à une plante

(1) L'origine des plantules peut s'établir d'après leur répartition dans les stations où on les récolte : dans le cas dont je parle on trouve à côté des débris d'un gros tubercule, une petite plantule à bourgeon principal tuberculisé, et une plante normale à gros tubercule. Il n'est pas douteux alors que les deux plantes proviennent bien de bourgeons détachés. La non infection du jeune tubercule paraît être, chez l'*Orchis montana*, un caractère assez constant pour permettre de distinguer ces plantules venues de bourgeons de celles dérivant de graines (fig. 4 et 6, Pl. I).

Digitized by Google

adulte infestée (deuxième période), le second (*t'*) prend naissance après infection du bourgeon isolé par le sol. Le bourgeon qui a ainsi évolué est par son origine comparable a un bourgeon de gros tubercule qui a un sort tout différent et qui, après son isolement, vivant quelque temps sur un tubercule non infesté, se différencie et ne se tuberculise pas.

Fabre a obervé de même que les petits tubercules formés par les bourgeons axillaires inférieurs des pieds stériles de *Loroglossum hircinum*, se développent en plantules pour lesquelles « la sommité de l'axe se renfle en tubercule » ; il n'est guère douteux d'après sa description que dans ce cas aussi la réapparition d'un stade embryonnaire pour les bourgeons isolés se soit accompagnée des mêmes particularités de l'infection.

En résumé, l'histoire des Ophrydées offre des exemples variés de tubérisation des bourgeons coïncidant avec l'infection. La lenteur si singulière du développement des bourgeons de plantes infestées apparaît bien ici comme le résultat d'une sorte d'intoxication de la plante par les endophytes qu'elle héberge : dès qu'elle en est débarrassée, la différenciation devient active, les bourgeons forment des feuilles et des fleurs, ils reprennent en un mot le mode d'évolution qu'il y a tout lieu de considérer comme normal chez les végétaux, mais qui n'apparaît ici que tardivement, et ne dure jamais longtemps.

§ III. — Comparaison de la Ficaire et des Ophrydées

La Ficaire (*Ficaria ranunculoides*) présente, à l'état adulte, presque exactement le même mode de végétation que les Ophrydées. Cette Renonculacée, qui est, au printemps, l'une des plantes les plus précoces et les plus communes de nos bois, produit, comme on sait, de petits tubercules soit souterrains, soit aériens, qui dérivent de jeunes bourgeons situés à l'aisselle des feuilles. Chaque tubercule comprend, avec le bourgeon qui l'a formé, une grosse racine adventive courte et renflée, à parenchyme cortical amylacé, née sur le flanc du bourgeon. Au nombre près des racines qui forment la masse principale, un tubercule de Ficaire est donc de tout point comparable à un tubercule d'Ophrydée. Ce point a été établi avec précision, et cette comparaison a été faite

Digitized by Google

par Van Tieghem (1). Le mode d'évolution est aussi essentiellement le même : la plante fleurit au printemps, ses tubercules s'isolent en terre, dès le début de juin, leur vie active recommence en août. D'après Leclerc du Sablon, ce début de la vie active est marqué par une transformation des réserves ; ce cas est un de ceux où « même avant la formation de nouvelles feuilles ou de nouvelles racines, les réserves se transforment de façon à préparer la reprise de la végétation » (2). Les racines ne sortent, en effet, que plus tard, à des époques assez variables (septembre-octobre). Dès la fin de décembre, les bourgeons floraux sont prêts à s'épanouir et les jeunes tubercules apparents.

L'existence de particularités aussi exactement comparables chez des plantes comme la Ficaire et les Ophrydées, dont la parenté est certainement lointaine, est un phénomène de l'ordre de ceux que l'on considère, avec juste raison, comme une convergence due à quelque condition commune. Or, la comparaison porte précisément sur les faits que je pense expliquer, chez les Ophrydées, par le mode d'infection. Il était donc intéressant de savoir si une infection de mode comparable existe chez la Ficaire. Il y avait d'autant plus lieu de le rechercher que E. Stahl cite cette plante comme l'une des rares plantes à tubercules n'ayant pas de champignons endophytes.

L'étude que j'ai faite de la Ficaire m'a montré que non seulement cette plante est infestée de la même manière et aux mêmes époques que les Ophrydées, mais encore que l'infection est produite par un champignon qui est évidemment voisin au point de vue spécifique des endophytes d'Orchidées (fig. 1 et 3) (3).

(1) Van Tieghem. — Observations sur la Ficaire (*Ann. Sc. Nat.*, 5e *série*, *V*, 1866). Au point de vue général où je me suis placé ici, il n'y a pas lieu de faire de distinction entre les deux variétés fertile et stérile de la Ficaire.

(2) *Rev. Gén. de Bot.* T. X, p. 537.

(3) L'endophyte en culture pure produit en assez grande abondance un pigment d'un rouge brun, et bien que la production de pigments s'observe fréquemment chez les champignons de ce groupe, elle est ici assez intense et assez constante pour constituer et fournir un caractère distinctif. Les spores Fusarium se produisent en grande abondance aux points où le milieu de culture (morceau de carotte ou de pomme de terre) touche la paroi du tube; la couleur jaunâtre des régions où s'accumulent ces spores les fait distinguer facilement Les chlamydospores sont généralement rares. Cet ensemble de particularités est assez caractéristique pour que je puisse sans hésitation reconnaître les cultures de l'endophyte de la Ficaire dans l'ensemble des cultures d'endophytes que je possède; je serais fort embarrassé pour distinguer la plupart des autres entre elles.

Digitized by Google

Les tubercules de Ficaire sont, comme les tubercules d'Ophrydées adultes, indemnes d'endophyte: quand la plante venant d'un tubercule commence à différencier ses bourgeons, avant la sortie des racines, l'infection n'y existe pas.

Les racines absorbantes sont au contraire normalement infestées. J'ai constaté cette infection (Voy. fig. 9), pour des plantes, appartenant soit à la variété à fleurs stériles, soit à la variété à fleurs fertiles, que j'avais récoltées au printemps dans des localités différentes très éloignées les unes des autres. Dès la fin de septembre, au moment où les racines qui viennent de sortir n'ont que de deux à quatre centimètres, j'ai constaté leur contamination. Au moment où les jeunes tubercules commencent à se former, les racines étant sorties, la plante est ainsi infestée. *La période de tubérisation est donc ici encore une période d'infection.*

Les racines de la Ficaire sont grêles et ramifiées, l'infection n'y est pas aussi facile à reconnaître que dans les racines charnues courtes et simples des Ophrydées (1). Ici les cellules infestées ne sont pas réparties dans une zone continue et bien limitée de l'écorce externe. L'endophyte peut se rencontrer dans certaines cellules à toutes les profondeurs de l'écorce et même dans le péricycle. Les filaments forment rarement des pelotons serrés à l'intérieur des cellules; ils les parcourent dans toute leur longueur en se renflant par places en ampoules. Les masses de dégénérescence sont rares, petites; il y en a plusieurs par cellule. Les racines ne sont pas régulièrement infestées dans toute leur longueur, elles peuvent présenter des régions indemnes.

L'infection est en un mot moins apparente et moins importante chez la Ficaire que chez les Ophrydées; mais on remarquera précisément que les symptômes que j'étudie sont aussi, à plus d'un point de vue, moins marqués et moins importants. L'étude des plantules venues de graines en donnera un exemple.

La Ficaire se multiplie généralement par tubercules; toutefois, elle peut se reproduire par graines. Les graines, comme A. de Saint-Hilaire (2) l'avait déjà signalé, renferment un embryon sphérique,

(1) J'ai dû pour la reconnaître soit couper en série longitudinalement des racines réunies en faisceau avant l'enrobement à la paraffine, soit examiner par transparence des racines entières traitées comme j'ai dit.

(2) Mémoire sur les Myrsinées, les Sapotées et les embryons parallèles au plan de l'ombilic, 1837.

Digitized by Google

indifférencié, muni d'un suspenseur, entouré d'un albumen amylacé volumineux. L'état rudimentaire de l'embryon est comparable à celui des embryons d'Ophrydées, c'est une nouvelle convergence intéressante à noter, mais la présence d'un albumen constitue ici une différence importante. L'embryon qui dispose au début de sa vie d'aliments mis en réserve, ne prend pas dès le début de la germination, comme c'est le cas pour les Ophrydées, son aliment directement au sol.

La germination a été étudiée par Irmisch qui a figuré plusieurs jeunes plantules (1); je l'ai observée moi-même et en donne ici des figures (fig. 7 et 8, Pl. I) pour simplifier la description. L'embryon se différencie dans la graine, pendant la digestion de l'albumen, et produit une plantule formée d'un axe hypocotylé (*a*) portant une racine terminale bientôt ramifiée, d'un seul cotylédon et d'un bourgeon terminal protégé par la base engainante du pétiole cotylédonaire. Cet embryon a donc tout d'abord une évolution

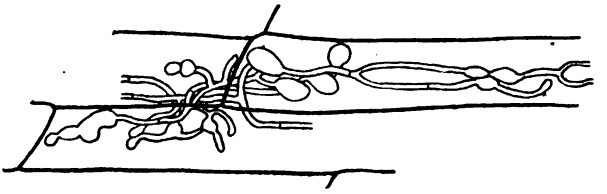


Fig. 9. — Cellules infestées de l'écorce moyenne dans la racine principale d'une plantule de Ficaire (gr. 620 fois).

normale, il ne se tubérise pas dès le début de son développement, comme c'est le cas des embryons d'Ophrydées.

La tubérisation se manifeste ici seulement après la sortie des racines : le bourgeon terminal n'évolue pas en rameau dans la première année, il donne tout au plus une seule feuille verte ; sa différenciation s'arrête bientôt et il produit un tubercule qu'on voit généralement apparaître dès que le cotylédon est déployé (fig. 7 et 8).

J'ai examiné avec soin une douzaine de jeunes plantules provenant de germinations, au moment où le bourgeon terminal commençait à se tuberculiser. A ce moment les racines sont déjà régulièrement infestées ; le champignon pénètre entre les cellules épider-

(1) *Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen.* Halle, 1856.

Digitized by Google

miques dans la région moyenne de la racine (1), il envahit ensuite les cellules corticales (fig. 9). Les racines seules sont infestées, les autres parties des plantules sont complètement indemnes. Il est donc évident que l'infection ne s'est faite qu'après la sortie des racines dans le sol.

La série des phénomènes de la germination peut donc ici s'établir de la manière suivante : l'embryon sans s'infester tout d'abord, se différencie dans la graine pendant la digestion de l'albumen ; il s'infeste peu après la sortie de ses racines dans le sol, son bourgeon terminal cesse de se différencier et donne un tubercule.

Il n'y a donc ici ni infection ni tubérisation immédiates, comme cela se voit chez les Ophrydées et, ainsi que je le montrerai chez les Orchidées en général. Le *Neottia Nidus-avis*, dont j'entreprends maintenant l'étude, va présenter le cas extrême tout différent d'une plante dont l'infection non seulement est précoce, mais encore reste permanente pendant tout le cours de la vie et dont, corrélativement, la tubérisation est précoce, permanente et plus accentuée encore que celle des Ophrydées.

CHAPITRE II

HISTOIRE DU *NEOTTIA NIDUS-AVIS*

On connaît l'apparence et le mode de vie du *Neottia Nidus-avis* : peu de plantes ont autant que cette Orchidée singulière attiré l'attention des botanistes. La plante adulte se trouve de mai à juillet dans les forêts, elle est une des rares plantes phanérogames vivant sous les hautes futaies de hêtre dont le sol est en tout temps recouvert de feuilles mortes. Sa hampe dressée verticalement porte seulement quelques feuilles réduites à leurs gaines et une grappe de fleurs ; sous le sol cette hampe se raccorde à un rhizome entièrement caché par de grosses racines charnues serrées les unes contre les autres, le tout formant une masse compacte qu'on a

(1) Les hyphes suivent, à la surface des racines, les lignes de séparation des cellules épidermiques. Au point de pénétration, on voit un filament se renfler en une ampoule d'où part vers l'intérieur un filament plus délié qui s'apaissit et se ramifie bientôt.

Digitized by Google

comparée à un nid d'oiseau. La tige et les feuilles sont brunes, les fleurs roussâtres, la plante n'est verte en aucune de ses parties, elle se montre incapable d'assimilation et tire tout son aliment de l'humus où elle vit; son évolution s'accomplit d'ailleurs presque entièrement à l'abri de la lumière : elle se développe sous terre pendant plusieurs années avant de déployer ses fleurs hors du sol.

Bien que les travaux de Irmisch (1), Prillieux (2), Drude (3) aient fait connaître en partie les phénomènes de la vie de cette plante, j'aurai à me reporter pour une large part à des observations personnelles afin d'établir complètement son histoire. Ici encore je me préoccuperai surtout des rapports qui existent entre l'infection et les phénomènes du développement de la plante depuis la germination jusqu'à la mort. J'aurai à plusieurs reprises à la comparer aux Ophrydées et j'indique de suite par quels traits généraux elle en diffère et par quoi elle leur ressemble.

§ I. — Comparaison du *Neottia Nidus-avis* et des Ophrydées.

Chez les Ophrydées, tous les ans, chaque plante est détruite en grande partie : un seul bourgeon reste isolé avec un tubercule et donne un pied nouveau. La grande importance de ce fait consiste en ce que les organes infestés étant parmi ceux qui sont régulièrement détruits, le pied isolé ne s'infeste que par le sol quand il développe des racines, et il y a ainsi, dans le cours de la vie, alternance des périodes d'infection et des périodes de non infection.

Rien de semblable ne se produit chez le *Neottia Nidus-avis* : au moment où une plante venue de graine arrive pour la première fois à fleurir, on trouve en la récoltant, frais et vivant encore, tous les organes qu'elle a mis plusieurs années à former et qui constituent l'ensemble du « nid d'oiseau » et la hampe. L'ensemble de la plante, comme Irmisch l'a établi, résulte alors du développement d'un seul bourgeon qui d'abord a donné dans le sol le rhizome couvert de racines charnues, puis s'est redressé pour fleurir.

(1) Th. Irmisch. — Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig, 1853.

(2) Ed. Prillieux. — De la structure anatomique et du mode de végétation du *Neottia Nidus-avis*. (*Ann. Sc. Nat. Bot.* 4e *série*, V, 1856).

(3) O. Drude. — Die Biologie von *Monotropa Hypopitys* und *Neottia Nidus-avis*. Göttingen, 1873.

Digitized by Google

Il en résulte au point de vue de l'infection une condition toute différente : l'endophyte qui habite la plante se propage sans cesse, de cellule en cellule, de la partie postérieure du rhizome vers le bourgeon terminal en voie de croissance (fig. 12). La plante est ainsi au cours de sa vie constamment infestée, et, même dans les parties qu'elle a formées depuis le plus longtemps, on trouve encore au moment de la floraison des endophytes vivants à l'intérieur de certaines cellules. Dans un récent mémoire, Magnus a signalé ce fait (1) : je n'ai donc qu'à le rappeler. La région infestée comprend les zones moyennes de l'écorce du rhizome et des racines charnues; *elle est parfaitement continue dans tout le corps de la plante et normalement n'a pas de région de contact avec la surface extérieure* (fig. 12) ; *c'est une erreur de croire que les filaments mycéliens peuvent, en s'étendant au dehors, suppléer à l'absence totale de poils radicaux.* On ne voit que d'une manière tout à fait exceptionnelle des champignons dans les cellules épidermiques, leurs hyphes ne se prolongent pas au dehors. C'est un fait que j'avais soigneusement observé avant que Magnus ne le signalât, je puis donc confirmer ses observations sur ce point important pour moi. L'infection s'étend de proche en proche dans le corps même

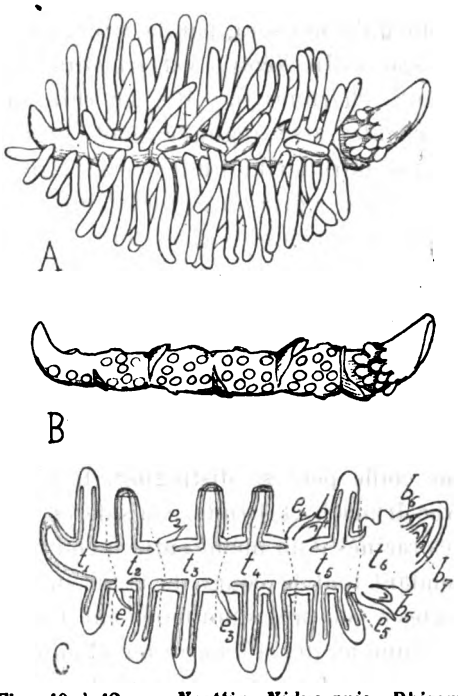


Fig. 10 à 12. — *Neottia Nidus-avis.* Rhizome déterré en mai. — A, aspect extérieur; B, aspect après la suppression des racines ; C, coupe schématique d'ensemble, montrant l'extension de la zone infestée (pointillée).

(1) Studien an der endotrophen Mycorrhiza von *Neottia Nidus-avis.* (*Pringsheim's Jahrb.* XXIV, 1900).

Digitized by Google

de la plante ; il n'y a pas de contamination constante par le sol dans le cours de la vie ; je dirai comment l'infection se trouve réalisée au début du développement. *L'histoire du* Neottia Nidus-avis *se trouve donc résumée par celle du développement d'un seul bourgeon d'une plante constamment infestée.*

J'indique, dès à présent, d'autre part, une analogie qui existe entre le *Neottia Nidus-avis* et les Ophrydées, afin de définir un terme qu'il me sera, par la suite, commode d'employer. Le « nid d'oiseau » du Néottia est constitué par un rhizome couvert de racines charnues (fig. 10). Le rhizome porte des écailles isolées, alternantes, assez régulièrement espacées ($e_1 e_2 e_3 e_4$, en B et C, fig. 10); chaque entre-nœud, limité par les lignes d'insertion de deux écailles successives, porte un paquet de racines qui s'insèrent sur tout son pourtour, serrées les unes contre les autres. Les racines apparaissent à la partie antérieure d'un rhizome en voie de développement, sur un entre-nœud du bourgeon terminal, comme des mamelons dont l'épiderme est en continuité avec l'épiderme du rhizome. Elles proviennent de la multiplication des cellules épidermiques et corticales externes ; plus tard, on voit au point végétatif, les cloisonnements se faire dans la partie profonde des tissus seulement, et une coiffe peut se distinguer. Il n'est pas douteux qu'on doive, avec Irmisch et Drude, considérer ces racines comme exogènes. Les racines d'un même entre-nœud ne naissent pas successivement pendant tout le cours de la vie de la plante ; elles apparaissent toutes à peu près simultanément. C'est ce que montre la figure que je donne ici (fig. 10, entre-nœud antérieur); les dessins très exacts donnés par Irmisch permettront aussi bien de le constater.

J'ai rappelé que, chez les Ophrydées, un tubercule est ainsi constitué par un ensemble de racines exogènes serrées les unes contre les autres, nées simultanément sur un entre-nœud de jeune bourgeon. *Un bourgeon de Néottia produisant un paquet de racines est exactement comparable au bourgeon d'une Ophrydée qui produit un tubercule* ; la seule différence est que, pour le Néottia, les racines pressées les unes contre les autres restent cependant libres d'adhérence, tandis qu'elles se soudent par leurs écorces chez les Ophrydées. Dans les racines du Néottia, comme dans un tubercule d'Ophrydée, de l'amidon s'accumule. Comme il est légitime d'employer les mêmes termes dans deux cas si exactement comparables,

Digitized by Google

j'emploierai désormais le mot de tubercule dans le cas de Néottia, un tubercule étant défini comme *l'ensemble formé par un entre-nœud du rhizome et le paquet de racines exogènes qui sont développées simultanément sur ses flancs*. Ceci m'amène à considérer le « nid d'oiseau » du Néottia comme formé par un enchaînement de tubercules produits successivement par un même bourgeon. Ce sont ces tubercules successifs que j'ai désignés dans la figure 12 par t_1, t_2, t_3, t_4, t_5 (1).

Ces faits généraux étant posés, j'étudie comment se fait le développement d'un pied de *Neottia Nidus-avis* à partir de la graine.

(*A suivre*).

(1) La comparaison du « nid d'oiseau » du *Néottia* et des tubercules d'Ophrydées a été indiquée par J. Costantin (*La Nature tropicale*. Paris, 1899); je lui donne ici une forme précise.

Digitized by Google

ACTION DE LA LUMIÈRE

SUR DES PLANTES PRÉALABLEMENT ÉTIOLÉES

par M. H. RICÔME (*Suite*).

---

3. Morphologie interne.

Dans les tableaux ci-après, l'épaisseur des régions est exprimée en divisions micrométriques à un faible grossissement; les dimensions des cellules sont également données en divisions micrométriques, mais à un grossissement plus fort.

Structure de la tige. — Les comparaisons portent sur des entrenœuds ayant terminé leur croissance longitudinale et pris sur des plantes de même âge, ayant vécu dans des conditions différentes d'éclairement.

Les entrenœuds comparés sont toujours des entrenœuds ayant le même numéro d'ordre, en les comptant à partir de la base de la tige. La structure des plantes normales varie en effet d'un entrenœud à l'autre. C'est ainsi que le rapport du diamètre du cylindre central à l'épaisseur de l'écorce, que la grandeur des cellules ne sont pas constants, que le nombre des assises corticales diminue souvent de la base jusqu'à un certain niveau de la tige. Comme le nombre des entrenœuds est inférieur à la normale dans les plants reverdis, on s'exposerait en les comptant à partir du sommet à comparer deux entrenœuds, pris l'un sur le témoin, l'autre sur le plant reverdi, qui à l'état normal n'auraient pas eu la même constitution.

Les entrenœuds basilaires décrits dans ce chapitre ont accompli leur croissance longitudinale en totalité ou en partie à l'obscurité dans les lots reverdis. Les entrenœuds moyens se sont au contraire développés à la lumière dans tous les lots.

Solanum tuberosum. — Plants témoins cultivés à la lumière, du

Digitized by Google

18 mai au 28 juillet ; plants reverdis cultivés à l'obscurité, du 18 mai au 6 juin pour le lot A, au 25 juin pour le lot B, puis mis à la lumière jusqu'au 28 juillet.

Entrenœuds basilaires (3e entrenœud). — La section transversale est circulaire.

		LOT TÉMOIN	LOT A	LOT B
Diamètre de la section transversale. . .		254	230	102
Epaisseur de l'écorce.		25	26	21
Diamètre du cylindre central		204	178	60
Rapport de ce diamètre à l'épaiss^r de l'écorce.		7,50	6,84	2,50
Diamètre de la moelle		176	160	48
Dimensions des cellules épidermiques	hauteur.	7 à 11	5 à 12	5 à 12
	largeur	8 à 12	5 à 13	5 à 13
	longueur	40 à 90	35 à 110	60 à 140
Dimensions des cellules corticales externes	largeur radiale . . .	5 à 10	8 à 15	10 à 16
	largeur tangentielle.	5 à 18	8 à 16	10 à 16
Dimensions des cellules corticales internes	largeur radiale . . .	25 à 40	20 à 40	15 à 30
	largeur tangentielle.	25 à 50	25 à 50	15 à 35
	longueur	40 à 100	35 à 120	60 à 170
Dimensions des cellules médullaires	largeur	25 à 60	20 à 60	10 à 30
	longueur	50 à 120	50 à 150	75 à 180

La surface de la section transversale est beaucoup plus petite dans les plants longtemps étiolés et reverdis que dans les témoins. Il y a beaucoup moins de cellules dans toutes les régions et surtout dans la région libéroligneuse. En outre les cellules parenchymateuses sont bien plus étroites.

L'épiderme est moins cutinisé qu'à l'état normal, sa paroi externe est moins épaisse. L'écorce des témoins est nettement différenciée en deux couches : une externe collenchymateuse et une interne à cellules plus grandes et parenchymateuses; les dimensions sont plus uniformes dans le lot B : les cellules externes, bien moins collenchymateuses, sont plus larges et les cellules internes plus étroites que dans les témoins. Le nombre des assises corticales est égal ou inférieur au nombre normal.

Dans le péricycle existent des cellules de soutien, aussi nombreuses, sinon plus nombreuses, dans le lot A qu'à l'état normal,

Digitized by Google

moins nombreuses et à parois moins épaisses dans le lot B.

La zone génératrice libéroligneuse forme un anneau continu. Les gros vaisseaux sont habituellement groupés en trois amas, réunis par des arcs ligneux composés de 6 à 7 assises dans le lot témoin, de 4 à 6 assises dans le lot A, de 1 ou 2 peu lignifiées dans le lot B. Les tubes criblés et les vaisseaux sont moins nombreux dans les plants reverdis, dans la région du liber et du bois, ainsi que dans la région périmédullaire. Je n'ai pu constater de différence nette dans le diamètre des vaisseaux correspondants des divers lots; le lot témoin possède des vaisseaux plus larges que les autres lots dans la région formée en dernier lieu.

La moelle est large et persistante. Tandis que dans les témoins, les cellules médullaires sont beaucoup plus larges que les cellules corticales, la différence est peu marquée dans le lot B et plutôt inverse.

La longueur de l'entrenœud est triple de la longueur normale dans le lot B; l'allongement des cellules est loin d'être proportionnel à ce chiffre. Les cellules sont donc plus nombreuses dans le sens longitudinal qu'à l'état normal.

Entrenœuds moyens. — Les entrenœuds développés à la lumière présentent, dans tous les lots, la plus grande ressemblance. Partout l'écorce est mince et différenciée en deux couches, la moelle est large, l'anneau libéroligneux a sensiblement la même épaisseur.

Les entrenœuds courts des plants reverdis diffèrent des entrenœuds normaux par la longueur plus faible de leurs cellules et aussi par le rapport plus faible également du diamètre du cylindre central à l'épaisseur de l'écorce. Ces entrenœuds ont souvent un plus grand nombre d'assises corticales que les entrenœuds inférieurs de la même plante. Il n'en est pas ainsi dans les témoins où ce nombre diminue progressivement de la base vers le haut, jusqu'à un certain niveau de la tige.

Ervum Lens. — Plants cultivés à la lumière, du 2 mai au 19 juillet; plants reverdis cultivés à l'obscurité, du 2 mai au 7 mai dans le lot A, au 15 mai dans le lot B, puis exposés à la lumière jusqu'au 19 juillet. Les deux premiers lots possèdent des fleurs.

Entrenœuds basilaires (2e entrenœud). — La section transversale a quatre côtés inégaux.

Digitized by Google

		LOT TÉMOIN	LOT A	LOT B
Diamètre de la section transversale. . .		65	60	50
Épaisseur de l'écorce.		16	14	15
Diamètre du cylindre central.		38	30	22
Rapport de ce diamètre à l'épaiss' de l'écorce.		2,37	2,14	1,46
Diamètres rectangulaires de la moelle . .		15 et 6	12 et 3	8 et 2
Dimensions des cellules épidermiques	hauteur.	12	10	13
	largeur	15	12	10
	longueur maximum.	80	100	120
Dimensions des cellules corticales externes	largeur radiale . .	4	5	6
	largeur tangentielle	6	6	10
Dimensions des cellules corticales internes	largeur radiale . . .	22	15	18
	largeur tangentielle.	30	25	30
	longueur	70	90	100
Dimensions des cellules médullaires	largeur grand diamèt.	10	7	6
	largeur petit diamèt.	6	5	4

La réduction du diamètre dans les plants reverdis est due surtout à la réduction du cylindre central. Dans l'écorce de ces derniers existent de grandes lacunes s'étendant souvent d'une

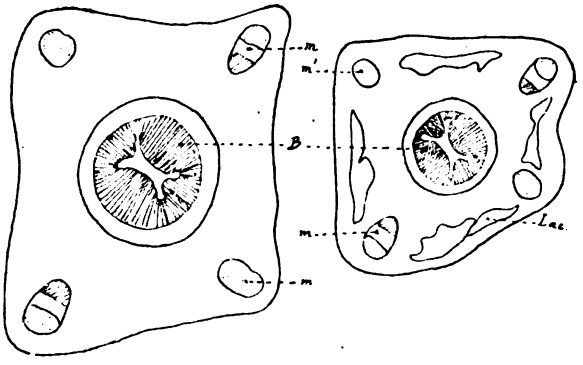


Fig. 13 et 14. — *Ervum Lens.* — Coupes transversales schématiques du deuxième entrenœud. — 1, Plan témoin ; 2, plan étiolé reverdi ; *m*, *m'* méristèles corticales ; *lac.*, lacunes corticales.

méristèle corticale à l'autre. Dans la région moyenne de l'écorce les cellules sont d'abord aplaties radialement et étirées tangentiellement, plus tard les cellules se déchirent et il apparaît là une

Digitized by Google

lacune. Ceci se produit généralement au-dessous de la première ou de la seconde assise externe dont les membranes sont légèrement épaissies, quoique moins épaissies que dans les témoins (fig. 1 et 2).

Dans le péricycle, existent des faisceaux mal sclérifiés plus importants dans le lot A que dans les témoins.

Les faisceaux libéroligneux sont au nombre de quatre : deux

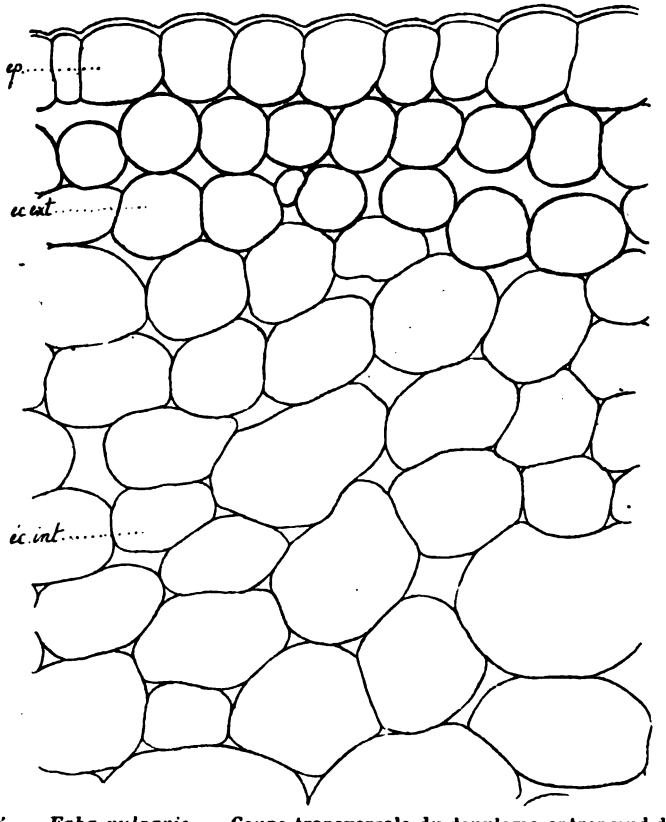


Fig. 15. — *Faba vulgaris.* — Coupe transversale du deuxième entrenœud dans un plant témoin. — *ép.*, épiderme ; *éc. ext.*, écorce externe ; *éc. int.*, écorce interne.

grands et deux petits. L'anneau secondaire est continu et d'autant moins important que l'étiolement a été plus long.

La moelle très réduite, surtout dans les plants reverdis, est en partie envahie par des vaisseaux.

Les cellules corticales sont partout plus larges que les cellules

Digitized by Google

médullaires. Dans les plants reverdis, ces dernières sont plus étroites que dans les témoins. Il en est de même des cellules corticales internes. C'est l'inverse qui se manifeste dans l'écorce externe. Les cellules corticales sont plus larges dans le lot B que dans le lot A. Les cellules sont plus longues qu'à l'état normal.

Entrenœuds moyens. — Ces entrenœuds diffèrent des entrenœuds basilaires par la réduction du nombre des assises corticales et par l'importance relative plus grande du cylindre central. Il n'y a pas de différence nette entre les divers lots. Les entrenœuds courts des plants reverdis se font remarquer par leurs cellules plus courtes.

FABA VULGARIS. — Lot témoin cultivé à la lumière, du 6 avril au 13 juin ; lots reverdis cultivés à l'obscurité, du 6 avril au 22 avril pour le lot A, au 7 mai pour le lot B, puis exposés à la lumière jusqu'au 13 juin. Toutes ces plantes portent des fleurs.

Entrenœuds basilaires (2e entrenœud). — La section transversale est irrégulièrement arrondie avec quatre angles peu marqués.

		LOT TÉMOIN	LOT A	LOT B
Diamètre de la section transversale		231	220	190
Épaisseur de l'écorce		42	40	30
Diamètre du cylindre central		147	140	130
Rapport de ce diamètre à l'épaiss^r de l'écorce		3,45	3,50	4,33
Diamètre de la moelle		85	80	75
Diamètre de la lacune axile		40	45	60
Dimensions des cellules épidermiques	hauteur	15 à 20	12 à 25	12 à 25
	largeur	8 à 18	7 à 20	7 à 25
	longueur	90 à 125	100 à 175	125 à 200
Dimensions des cellules corticales externes	largeur radiale	8 à 15	10 à 18	15 à 20
	largeur tangentielle	10 à 20	12 à 18	12 à 20
Dimensions des cellules corticales internes	largeur radiale	20 à 25	20 à 30	20 à 30
	largeur tangentielle	30 à 40	25 à 38	20 à 35
	longueur	80 à 175	80 à 200	100 à 200
Dimensions des cellules périmédullaires	largeur	20 à 40	18 à 35	20 à 30
	longueur	80 à 175	80 à 200	100 à 200

Il se produit dans l'écorce moyenne une destruction des cellules comme dans *Ervum*. Il en résulte une erreur d'appréciation de l'épaisseur vraie de l'écorce. Le rapport du diamètre du cylindre

Digitized by Google

central est également faussé. Aussi ce rapport paraît-il plus élevé dans les plants reverdis que dans les plants témoins, contrairement à ce que nous constatons dans les autres espèces étudiées.

Les cellules de l'épiderme sont très inégales dans les plants reverdis ; certaines d'entre elles font saillie à l'extérieur comme de

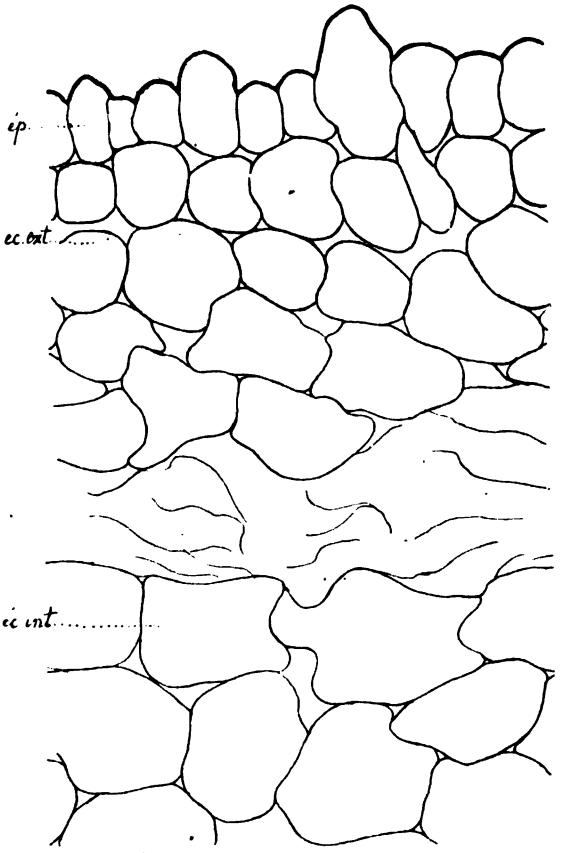


Fig. 16. — *Faba vulgaris.* — Coupe transversale du deuxième entrenœud dans un plan du lot B. — Mêmes lettres que dans la fig. 15.

courtes papilles. Les membranes externes sont plus minces que dans les témoins et moins cutinisées, surtout dans le lot B (fig. 15 et 16).

Les assises externes de l'écorce sont collenchymateuses ; les membranes sont plus minces dans le lot A et surtout dans le lot B. C'est généralement au-dessous de cette couche que se produit la

Digitized by Google

destruction des cellules déjà signalée. Les différences de dimensions entre les cellules des deux couches corticales sont atténuées dans les plants reverdis (fig. 15 et 16).

Les cellules de soutien du péricycle existent partout ; mais, dans le lot B, les membranes sont plus minces et les cavités cellulaires plus polygonales, moins arrondies. Elles ne sont pas lignifiées, même dans les témoins.

Les faisceaux libéroligneux sont plus inégaux entre eux dans les plants reverdis. L'assise génératrice fonctionne moins activement et les vaisseaux sont moins nombreux que dans les témoins. Il y a peu de différences dans le diamètre des vaisseaux. On remarque cependant que les vaisseaux formés aussitôt après le transport de la plante à la lumière sont plus larges que les vaisseaux de la même région des plants maintenus à l'obscurité.

L'axe de la moelle est occupé par une lacune apparue plus tôt et plus grande dans les plants reverdis que dans les témoins.

Les cellules de l'écorce et de la moelle sont plus étroites dans le lot B que dans les autres lots. Les cellules corticales externes sont, au contraire, plus larges.

Entrenœuds moyens. — Ces entrenœuds sont semblables dans les divers lots, l'axe est occupé par une lacune. Le cylindre central a une importance relative plus grande que dans les entrenœuds inférieurs. Les entrenœuds courts des plants reverdis ne diffèrent des autres que par la longueur plus courte de leurs cellules.

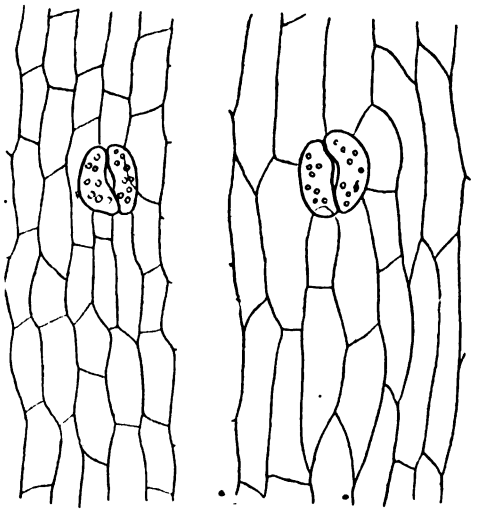


Fig. 17 et 18. — *Ricinus communis.* — Lambeau d'épiderme (détaché et représenté de face) de l'axe hypocotylé. — 17, Plan témoin ; 18, plan étiolé reverdi.

Digitized by Google

Ricinus communis. — Plants témoins cultivés à la lumière, du 7 mai au 28 juillet ; plants reverdis cultivés à l'obscurité, du 7 mai au 21 mai pour le lot A, au 6 juin pour le lot B, puis exposés à la lumière.

Axe hypocotylé. — La section transversale est circulaire. Voici les dimensions pour des coupes faites vers le tiers supérieur de l'axe hypocotylé.

Les cellules épidermiques sont plus inégales dans les plants reverdis ; la paroi externe est moins épaisse et moins cutinisée, surtout dans le lot B. Les fig. 17 et 18 représentent l'épiderme vu de face.

L'écorce est plus épaisse, grâce à la plus grande largeur des cellules ; le nombre d'assises est le même. L'épaississement des deux ou trois assises externes est d'autant moins accentué que l'étiolement a duré plus longtemps. L'inégalité des dimensions cellulaires des deux couches corticales s'atténue dans les plants reverdis. La longueur des cellules corticales est peu différente dans les divers lots par suite de recloisonnements transversaux très visibles dans le lot B, qui avait au moment de la mise à la lumière des cellules d'une longueur triple (120 à 130 divisions micrométriques). Ces cloisons sont les unes transversales, les autres très obliques.

Dans la zone corticale moyenne des plants reverdis, plusieurs assises sont écrasées et les membranes sont partiellement détruites.

Le péricycle présente des cellules scléreuses peu lignifiées aussi nombreuses, peut-être même plus nombreuses et à parois plus épaisses, dans le lot A que dans les témoins. Elles sont peu différenciées dans le lot B.

Dans les faisceaux, on remarque des files radiales de vaisseaux, séparées par de petites cellules. Beaucoup de ces vaisseaux s'écrasent dans les plants reverdis ; ils persistent au contraire dans les témoins, sauf les premiers formés, de faible diamètre.

Les tissus secondaires forment un anneau continu. Les vaisseaux épars dans la région ligneuse, ont à peu près le même diamètre dans tous les lots. Il n'y a de retard sensible dans le fonctionnement de l'assise génératrice que pour les plants longtemps étiolés.

Digitized by Google

La moelle est plus large dans les lots reverdis, les cellules y sont plus larges et conservent longtemps la faculté de se recloisonner transversalement. Aussi leur longueur n'est-elle franchement exagérée que dans le lot B, où ce recloisonnement ne s'est pas produit (bien que l'écorce y soit recloisonnée). Les cloisons sont transversales ; il n'y en a pas d'obliques, contrairement à ce qui a lieu dans l'écorce.

		LOT TÉMOIN	LOT A	LOT B
Diamètre de l'axe hypocotylé		250	258	247
Épaisseur de l'écorce		25	27	28
Diamètre du cylindre central		200	204	191
Rapport de ce diamètre à l'épaiss' de l'écorce		8	7,03	6,28
Épaisseur de l'anneau ligneux		30	28	23
Diamètre de la moelle		110	120	122
Diamètre de la lacune axile		100	50	0
Dimensions des cellules épidermiques	hauteur	6 à 9	6 à 9	6 à 10
	largeur	5 à 7	6 à 8	6 à 10
	longueur	5 à 25	10 à 30	25 à 80
Largeur des cellules corticales externes		5 à 10	7 à 12	7 à 14
Dimensions des cellules corticales internes	largeur	10 à 22	15 à 33	15 à 36
	longueur	40 à 55	38 à 65	45 à 65
Dimensions des cellules médullaires	largeur	28 à 32	40 à 55	45 à 62
	longueur	50 à 85	50 à 100	125 à 185

La disparition de la région axile de la moelle est retardée par le séjour à l'obscurité ; la lacune est plus petite dans le lot A que dans les témoins, elle est à peine indiquée dans le lot B. La lacune n'existait nulle part le 6 juin, jour de la mise à la lumière du lot le plus étiolé ; elle commençait à se former dans les témoins.

Entrenœuds épicotylés. — Pas de différence marquée entre les divers lots. Partout l'écorce est nettement divisée en deux couches. Les formations secondaires sont identiques. Une lacune existe dans l'axe de la tige. Le lot B est très en retard dans la différenciation de toutes ces parties.

Perilla nankinensis. — Lot témoin cultivé à la lumière, du 19 mai au 28 juillet ; lots reverdis cultivés à l'obscurité, du 19 mai au 28 mai pour le lot A, au 6 juin pour le lot B, puis à la lumière jusqu'au 28 juillet.

Axe hypocotylé. — La section est faite vers le tiers supérieur.

Digitized by Google

		LOT TÉMOIN	LOT A	LOT B
Diamètre de la section transversale		360	290	158
Épaisseur de l'écorce		45	45	40
Diamètre du cylindre central		270	200	78
Rapport de ce diamètre à l'épaiss' de l'écorce		6	4,45	2
Épaisseur du bois secondaire dans les faisceaux		90	60	15
Diamètre de la moelle		60	52	28
Dimensions des cellules épidermiques	hauteur	4 à 8	4 à 8	4 à 7
	largeur	4 à 18	4 à 18	4 à 16
	longueur	10 à 40	10 à 45	25 à 60
Dimensions des cellules corticales	largeur radiale	12 à 18	12 à 18	10 à 15
	largeur tangentielle	20 à 28	20 à 26	18 à 22
	longueur	25 à 45	25 à 50	35 à 65
Dimensions des cellules médullaires	largeur	20 à 45	15 à 40	10 à 25
	longueur	25 à 50	25 à 60	45 à 85

L'épiderme est bas et porte des poils pluricellulaires, qui persistent sur les échantillons étiolés-reverdis, jusqu'au moment de l'exfoliation de l'épiderme. Sa paroi externe est moins épaisse et moins cutinisée dans le lot B que dans les autres.

L'écorce est composée partout de 5 à 6 assises cellulaires; l'assise externe a des membranes épaisses; dans le lot B, cet épaississement est peu marqué. Les cellules de soutien du péricycle sont moins différenciées dans le lot B.

Il existe une zone génératrice péridermique, située dans le péricycle et passant en dedans des cellules de soutien dont nous venons de parler. Elle a produit 6 cloisons tangentielles dans les témoins, 4 dans le lot A ; il n'y en a aucune trace dans le lot B.

Les faisceaux primaires sont au nombre de quatre ; l'anneau libéroligneux secondaire est continu, plus avancé dans le lot témoin que dans le lot A ; dans le lot B, il n'existe que deux ou trois assises lignifiées.

La moelle est persistante et occupe sur la section transversale une surface d'autant plus faible que l'étiolement a été plus long. Les cellules de la moelle sont beaucoup plus grandes que celles de l'écorce dans les témoins; la différence est beaucoup moins nette dans le lot B. Ce dernier lot a des cellules nettement plus étroites et plus longues que les autres.

Digitized by Google

Entrenœuds épicotylés. — La section est carrée avec quatre angles saillants, soutenus par des cellules corticales collenchymateuses, et quatre faisceaux libéroligneux unis par des formations secondaires. Les plants reverdis ressemblent beaucoup aux témoins, mais la section est plus étroite. Ils sont en retard dans leur développement, surtout ceux du lot B. Le premier entrenœud épicotylé du lot B, qui a subi l'effet de l'étiolement, a des cellules plus longues qu'à l'état normal.

SINAPIS ALBA. — Lot témoin cultivé à la lumière, du 19 mai au 19 juillet ; lots reverdis cultivés à l'obscurité, du 19 mai au 23 mai pour le lot A ; au 26 mai pour le lot B, puis à la lumière jusqu'au 19 juillet.

Axe hypocotylé. — La section est faite vers le tiers supérieur. Elle est circulaire.

		LOT TÉMOIN	LOT A	LOT B
Diamètre de la section transversale		150	130	124
Epaisseur de l'écorce		30	30	32
Diamètre du cylindre central		90	70	60
Rapport de ce diamètre à l'épaiss' de l'écorce		3	2,33	1,87
Épaisseur de l'anneau ligneux		11	7	5
Diamètre de la moelle		60	50	45
Dimensions des cellules corticales	largeur radiale	18 à 30	15 à 30	12 à 35
	largeur tangentielle	20 à 60	15 à 50	12 à 40
	longueur	30 à 55	30 à 58	30 à 65
Dimensions des cellules médullaires	largeur	12 à 45	12 à 35	10 à 30
	longueur	30 à 55	30 à 60	30 à 75

L'épiderme est moins cutinisé dans les plants reverdis, et la paroi externe est moins épaisse. L'écorce a partout sept assises de cellules. Il existe, dans le lot B, une zone de cellules corticales écrasées et déchirées, partiellement remplacée par des lacunes ; ce phénomène s'est produit tardivement, après le 6 juillet. L'anneau ligneux secondaire est d'autant moins important que l'étiolement a été plus long. La moelle persiste.

Dans les témoins, les cellules de la moelle sont à peu près de même largeur que les cellules de l'écorce ; mais ces dernières

Digitized by Google

sont étirées tangentiellement. Dans les lots A et B, les cellules de la moelle sont plus étroites que celles de l'écorce.

Entrenœuds épicotylés. — Ces entrenœuds sont en retard sur ceux des témoins ; mais, finalement, la différenciation est normale. Il y a une lacune axile dans tous les lots.

Cheiranthus Cheiri. — Plants témoins cultivés à la lumière, du 19 mai au 19 juillet ; plants du lot A cultivés à l'obscurité, du 19 au 28 mai, puis mis à la lumière de cette date au 19 juillet.

Axe hypocotylé. — La section, faite vers le tiers supérieur, est arrondie.

		LOT TÉMOIN	LOT A
Diamètre de la section transversale		66	47
Épaisseur de l'écorce		11	9
Diamètre du cylindre central		44	29
Rapport de ce diamètre à l'épaisseur de l'écorce		4	3,22
Épaisseur de la région ligneuse		14	9
Diamètres rectangulaires de la moelle		12 et 22	8 et 15
Dimensions des cellules corticales	largeur radiale	10 à 24	5 à 12
	largeur tangentielle	10 à 32	5 à 18
	longueur	30 à 75	40 à 100
Largeur des cellules médullaires		4 à 5	2,5 à 3,5

L'écorce est exfoliée par la formation d'une assise génératrice péridermique profonde, qui compte 8 cloisons tangentielles, au moment où le lot A n'en a que 2. Les cellules corticales sont comme dissociées dans les deux lots.

En s'adressant à des échantillons plus jeunes, on constate que la membrane externe de l'épiderme est plus mince dans le lot A. Les assises corticales y sont en nombre normal ; mais les cellules sont plus étroites et plus longues.

Le cylindre central, presque entièrement occupé par les tissus secondaires, est beaucoup moins important et possède beaucoup moins de vaisseaux dans le lot reverdi ; aucun vaisseau n'y atteint le diamètre des vaisseaux formés en dernier lieu dans le témoin.

La moelle, très réduite, se compose de cellules moins nombreuses et plus étroites dans le lot A.

Digitized by Google

Entrenœuds épicotylés. — Ces entrenœuds n'arrivent qu'assez tard à leur différenciation complète dans le lot A ; mais ils ne diffèrent alors des témoins que par leur diamètre plus faible.

Dans les plants moins étiolés que ceux que je viens de décrire, l'axe hypocotylé exfolie son écorce ; l'anneau libéroligneux, seul, est un peu moins épais. Les autres entrenœuds n'offrent aucune particularité.

Senecio Jacobæa. — Lot témoin cultivé à la lumière, du 21 mai au 19 juillet ; lots reverdis cultivés à l'obscurité, du 21 mai au 25 mai pour le lot A, au 28 mai pour le lot B ; puis mis à la lumière jusqu'au 19 juillet. Quelques capitules de fleurs existent à ce moment sur les témoins et sur les plants du lot A.

Axe hypocotylé. — La section transversale est faite vers le tiers supérieur.

		LOT TÉMOIN	LOT A	LOT B
Diamètre de la section transversale. . . .		92	66	43
Épaisseur de l'écorce.		18	16	14
Diamètre du cylindre central.		56	36	15
Rapport de ce diamètre à l'épaiss^r de l'écorce.		3,11	2,25	1,07
Épaisseur de l'anneau ligneux		25	16	6
Dimensions des cellules épidermiques	hauteur.	10 à 15	7 à 12	7 à 12
	largeur	10 à 20	7 à 15	7 à 13
	longueur	15 à 25	20 à 55	20 à 60
Dimensions des cellules corticales	largeur radiale . . .	15 à 30	12 à 30	10 à 30
	largeur tangentielle.	20 à 60	18 à 50	25 à 40
	longueur	15 à 50	30 à 65	30 à 75
Dimensions des cellules médullaires	largeur	8 à 20	7 à 15	6 à 13
	longueur	30 à 80	40 à 90	40 à 100

L'épiderme, dont la paroi externe est moins épaisse dans les lots A et B, se cloisonne activement dans le lot A pour se prêter à l'agrandissement du cylindre central. Les cellules corticales sont très élargies tangentiellement ; les plus larges présentent, dans le lot témoin et dans le lot A, de jeunes cloisons radiales, de sorte qu'en réalité aucune cellule non recloisonnée n'atteint les dimensions maxima indiquées dans le tableau.

L'anneau ligneux est formé de files de cellules au nombre de

Digitized by Google

25 dans le lot témoin, de 15 dans le lot A et de 4 peu lignifiées dans le lot B. La moelle est très réduite.

Partout les cellules de l'écorce sont plus larges que celles de la moelle. Dans les lots reverdis, les cellules sont plus étroites qu'à l'état normal, surtout celles de la moelle. Les cellules y sont beaucoup moins nombreuses sur les coupes transversales, plus nombreuses au contraire sur les coupes longitudinales.

Entrenœuds épicotylés. — Il n'y a pas de différence appréciable entre le lot A et le lot témoin : les cellules médullaires sont plus larges que les cellules corticales. Dans le lot B, se manifeste un grand retard de développement.

Structure de la feuille. — En comparant les feuilles qui ont atteint leur complet développement, on ne constate que des différences généralement assez faibles. Il faut remarquer que souvent

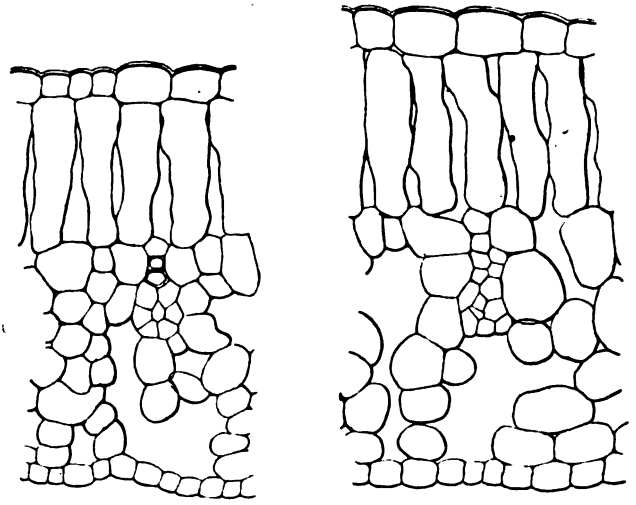


Fig. 19 et 20. — *Solanum tuberosum.* — Coupes transversales de la feuille; 19, plan témoin; 20, plan étiolé-reverdi.

les feuilles étiolées elles-mêmes, malgré leurs petites dimensions, diffèrent peu des feuilles vertes dans leur structure, ainsi que cela résulte des mesures de Kraus (*loco cit.*).

SOLANUM TUBEROSUM. — Feuilles nées à l'obscurité et peu accrues à la lumière : Cellules plus petites qu'à l'état normal.

Digitized by Google

Épiderme moins épaissi et moins cutinisé. Palissades moins hautes. Tissu lacuneux moins épais. Epaisseur totale moindre.

Grandes feuilles : Epaisseur plus grande que celle des feuilles normales. Cellules épidermiques plus sinueuses, surtout à la face supérieure. Nombre des stomates peu différent du nombre normal ; mais inférieur à la normale par unité de surface à la face supérieure, supérieur à la normale sur l'autre face. Cellules et lacunes plus grandes. Cellules palissadiques plus hautes, mais pas plus étroites (fig. 19 et 20). Vaisseaux plus nombreux et collenchyme bien développé dans la nervure médiane et dans le pétiole.

Ervum Lens. — Grandes feuilles : Différences peu nettes. Epaisseur supérieure à la normale. Cellules épidermiques, particulièrement à la face supérieure, plus sinueuses. Stomates plus nombreux à la face inférieure. Cellules un peu plus grandes. Lacunes plus grandes.

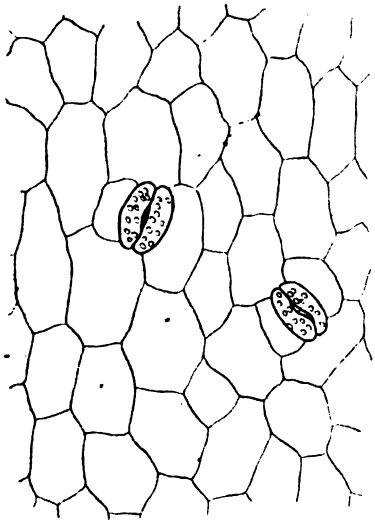


Fig. 21. - *Ricinus communis.*— Épiderme de la face supérieure de la feuille, plan témoin.

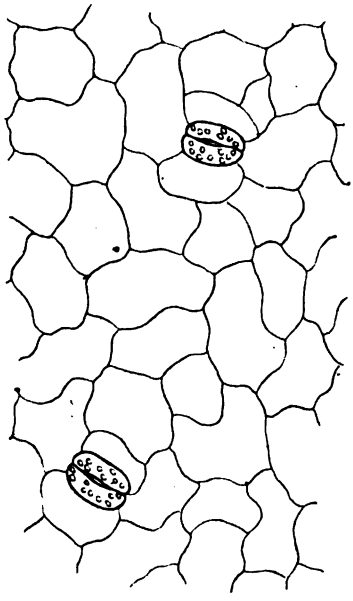


Fig. 22.— *Ricinus communis.*— Épiderme de la face supérieure de la feuille, plan étiolé-reverdi.

Faba vulgaris. — Grandes feuilles : Plus épaisses qu'à l'état normal. Cellules plus grandes. Épiderme plus sinueux. Stomates

Digitized by Google

moins nombreux à la face supérieure, plus nombreux à la face inférieure qu'à l'état normal, par unité de surface. Palissades plus irrégulières, de hauteur sensiblement normale, mais de largeur plus grande en moyenne. Lacunes plus développées notamment entre les pallissades.

Ricinus communis — Cotylédons devenus très grands à la lumière : Epaisseur plus grande qu'à l'état normal. Cellules et lacunes plus grandes. Epiderme supérieur et inférieur plus sinueux. Stomates moins nombreux par unité de surface à la face supérieure, plus nombreux au contraire inférieurement. Cellules palissadiques de hauteur et de largeur sensiblement normales. Tissu lacuneux plus épais. Il y a plus de vaisseaux écrasés dans la nervure médiane qu'à l'état normal.

Grandes feuilles : Épaisseur plus grande que celle des feuilles normales. Cellules plus grandes. Épiderme supérieur vu de face, à parois planes dans les témoins, à parois ondulées dans les plants reverdis (fig. 21 et 22). Stomates moins nombreux qu'à l'état normal par unité de surface à la face supérieure ; l'inverse se produit à la face inférieure. Cellules de l'épiderme inférieur plus grandes que dans les feuilles normales alors que celles de l'épiderme supérieur ont les dimensions habituelles. Palissades un peu plus hautes, mais au moins aussi larges qu'à l'état normal. Lacunes plus développées. Vaisseaux plus nombreux dans la nervure médiane et dans le pétiole. Collenchyme des nervures bien développé.

Senecio Jacobæa. — Cotylédons moins épais, à cellules plus petites. Même dans les témoins, il n'y a pas de cellules nettement palissadiques. Feuilles peu différentes des feuilles normales.

Sinapis alba. — Cotylédons moins épais qu'à l'état normal. Cellules palissadiques presqu'aussi larges que hautes ; dans les témoins, beaucoup de cellules de l'assise sous-épidermique sont deux fois plus hautes que larges. Cellules plus petites. Feuilles peu différentes des feuilles normales.

Perilla nankinensis. — Cotylédons à épiderme beaucoup moins sinueux qu'à l'état normal. Contour des paires de cellules stomatiques circulaire et non ovale. Cellules plus petites. Épaisseur moindre. Palissades moins hautes, surtout celles de la deuxième assise. Feuilles presque semblables aux feuilles normales.

(A suivre).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

PUBLIÉS

SUR LES MUSCINÉES

DEPUIS LE 1er JANVIER 1895 JUSQU'AU 1er JANVIER 1900 *(Suite)*

7° Allemagne du Nord

M. Limpricht (1) achève sa magistrale publication sur la flore des Mousses d'Allemagne, dont il a été question dans la Revue précédente. Je ne puis entrer ici dans le détail de l'analyse de cette œuvre qui me mènerait trop loin. Je dirai seulement que c'est un ouvrage fondamental dont aucun bryologue sérieux ne peut actuellement se passer.

M. Lutzow (2) a donné pour la bryologie de l'Allemagne du Nord un volume intéressant qui peut servir de guide aux bryologues indigènes.

Un petit ouvrage qui peut être d'un certain intérêt surtout pour les commençants a été publié par M. Schmidt (3). C'est une description de 136 espèces de Mousses les plus communes d'Allemagne avec un appendice contenant vingt échantillons desséchés et quatre planches.

Une note de M. Warnstorf (4) traite des *Thuidium* de l'Allemagne. En se basant sur les caractères tirés de la ramification de la tige, de la forme des feuilles périchétiales, de la nervure et de la cellule terminale des feuillets raméales, l'auteur pense que les *T. pseudatamarisci* et *Philiberti* ne doivent pas être séparés comme espèces, et que le premier n'est qu'une variété du second. L'auteur décrit ensuite une espèce du même genre qu'il a trouvée aux environs de Tucheler-Heide, en Prusse, le *T. dubiosum*, qui a les feuilles caulinaires du *T. delicatulum* et les feuilles périchétiales sans cils du *T. Philiberti* et du *T. recognitum*. Les tiges montrent fréquemment une triple ramification. Quelques variétés moins importantes sont encore étudiées.

M. Osterwald (5) a publié une liste de localités de Muscinées pour l'Allemagne, observées entre 1892 et 1895. Soixante-dix espèces et variétés sont nouvelles pour ce pays.

(1) Dr L. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Œsterreich und Schweiz. *Die Laubmoose* von K. Gustav Limpricht. Leipzig.

(2) G. Lutzow : *Die Laubmoose Norddeutschlands*. Gera 1895, 220 p. et 16 pl.

(3) H. Schmidt : *Führer in die Welt der Laubmoose*. Géra, 1897, 83 p.

(4) C. Warnstorf : *Ueber die deutschen Thuidium-Arten aus der Section* Euthuidium (Zeitschr. des. Naturw. Ver. des Harzes in Wernigerode, 1896, 8 pp).

(5) K. Osterwald : *Lebermoose und Laubmoose*. (Ber. der deutsch. bot. Gesellsch. 1899, p. 105-118).

Digitized by Google

1° *Schleswig-Holstein.* — On doit à M. Prahl (1) une petite flore bryologique de cette province.

2° *Hambourg.* — Si l'on en croit M. Jaap (2), le moment n'est pas encore venu d'écrire la flore bryologique de Hambourg, car les découvertes nombreuses qu'il a faites depuis 1890, découvertes souvent étonnantes, permettent de croire que l'on ne connaît pas encore en entier la flore bryologique de la région. L'auteur signale en effet 13 Hépatiques, 6 Sphaignes et une soixantaine de Mousses nouvelles pour la contrée.

3° *Hanovre.* — Par erreur, dans la Revue précédente j'ai rattaché à la flore de la Hollande les travaux de MM. Eiben et Fr. Müller sur les petites îles qui font face à la côte de la Frise orientale et qui en réalité appartiennent à la province de Hanovre. M. Müller a continué ses recherches sur ce groupe d'îles et en particulier sur Baltrum, Langeoog et Borkum. Il a parcouru cette dernière île en compagnie de MM. Buchenau et Sandstedes du 28 Mai au 2 Juin 1898. Ces excursions lui ont donné l'occasion de trouver trente-six espèces nouvelles pour ce petit territoire. Dans ces récoltes il faut remarquer surtout une espèce nouvelle pour la Science : *Bryum Frederici Mülleri* Ruthe, et deux autres, les *B. litoreum* Böm. et *B. fuscescens* Spr., nouveaux pour l'Allemagne. De l'île Borkum on ne connaissait que trois Hépatiques mentionnées par Eiben. M. Fr. Müller (3) en a trouvé neuf autres non encore signalées.

4° *Westphalie.* — Les recherches de M. Grebe (4) sur une région restreinte, il est vrai, mais de conditions physiques et géologiques variées, ont donné un résultat tout à fait remarquable. En effet, en se limitant aux environs de Bredelar, lieu de sa résidence, l'auteur a pu trouver environ 330 espèces de Mousses. On est là au point de réunion des vallées étroites et encaissées du Diemel et du Hoppeke, à la limite des régions hautes et basses de la Westphalie. Toutes les assises du dévonien s'y trouvent, et il y a des rochers escarpés de porphyre à labrador d'origine éruptive. De plus la région est riche en sources et en dépressions humides. On trouve aussi fréquemment des altitudes telles que la flore subalpine y est à son aise. Parmi de nombreuses Mousses intéressantes il faut signaler une espèce et une variété nouvelles pour la

(1) Prahl : *Laubmoosflora von Schleswig-Holstein und der angrenzenden* (Schriften der naturwiss. Ver. für Schleswig-Holstein, X, pp. 147-223).

(2) O. Jaap : *Beiträge zur Moosflora der Umgegend von Hamburg.* (Verhandl. der Naturw. Ver. in Hamburg. 1899, 42 pp.).

(3) Fr. Müller : *Beiträge zur Moosflora der Ostfriesischen Inseln Baltrum und Langeoog.* (Naturw. Ver. zu Bremen, XIII, p. 375-382). — *Die Moosflora von Borkum* (Ibid., 1899, p. 280-286).

(4) C. Grebe : *Neuheiten aus des Laubmoosflora des Westfälischen Berglandes* (Allg. bot. Zeitschr., 1897, n° 6, p. 89-92.

Digitized by Google

Science : *Cynodontium Limprichtianum* Grebe (1) et *Encalypta rhabdocarpa* Schwægr. var. *eperistomata* Limpr. et 42 espèces nouvelles pour la région.

5° *Hesse-Cassel* — Je ne citerai pour ce duché que deux notes de M. Lorch (2) et de M. Laubinger (3) dont je n'ai pu prendre connaissance.

6° *Saxe-Weimar*. — Un travail de M. Grimme (4) concerne les Mousses des environs d'Eisenach.

(1) Grebe : Cynodontium Limprichtianum *n. sp.* (subgenues novum Lyncodontium) (Beiblatt zur Hedwigia, 1897, p. 103-107, 1 pl.).

(2) W. Lorch : *Die Laubmoose der Umgebung von Marburg und dere geographische Verbreitung* (Oberhessisch Gesellsch. fur Natur und Heilkunde. Giessen, 1895, 76 pp.).

(3) C. Laubinger : *Die Laubmoose der Umgegend von Kassel.* (Ber. des Ver. fur. Naturkunde zu Kassel, 1898-1899, p. 55-61).

(4) A. Grimme : *Die Laubmoose der Umgebung Eisenachs* (Hedwigia, 1899, p. 177-195).

(*A suivre*). L. Géneau de Lamarlière.

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE PHYSIOLOGIE ET DE CHIMIE

VÉGÉTALES

PARUS DE 1893 à 1900 (*Suite*)

Les *nitrates* sont universellement répandus dans le règne végétal, ainsi que l'ont constaté autrefois Berthelot et André. Ils persistent en nature dans les racines et les feuilles vivantes, malgré leur grande solubilité et les lavages successifs auxquels on peut les exposer.

Demoussy (1) a constaté que chez les racines mortes et les vieilles feuilles tombées pendant l'hiver, les nitrates ont disparu. D'autre part, une plante séchée à 100 degrés cède instantanément ses nitrates à l'eau froide, celle-ci étant incapable d'en extraire quand la plante est vivante. Le chloroforme agit comme la chaleur. Il est donc possible que les nitrates soient retenus par une sorte de combinaison avec le protoplasma vivant ou encore que le chloroforme, contractant le plasma, modifie les propriétés osmotiques de la cellule. L'auteur pense en outre que ces faits expliquent comment les nitrates peuvent s'accumuler dans les tissus ; c'est qu'ils y sont énergiquement retenus par le protoplasma ; cette opinion à laquelle conduisent les données précédentes n'est nullement en contradiction avec celle que professait Dehérain dès 1865 sur l'assimilation de la silice, des phosphates, des iodures, etc. qui s'accumulent dans les organes parce qu'ils y deviennent insolubles.

Demoussy a constaté en outre que l'absorption des nitrates est en raison inverse de l'abondance de la matière azotée contenue dans les jeunes plantes ou dans leurs réserves; tandis que si l'azote nitrique avait été employé directement à la formation d'albuminoïdes nécessaires à la croissance des plantules, son absorption aurait été d'autant plus active que ces albuminoïdes auraient fait défaut plus complètement.

Nous reviendrons d'ailleurs sur cette question au sujet de l'absorption et de l'assimilation.

Matières organiques de la série grasse.

Tschirsch (2) a publié récemment, avec le concours d'un grand

(1) Demoussy : C.-R. CXVIII, 79 et 868.

(2) Tschirsch : *Die Harze und Harzbehälter*. (Bornträgger, Berlin, 1900).

Digitized by Google

nombre de travailleurs de l'Institut pharmaceutique de l'université de Berne un excellent ouvrage sur les *résines* et les *réservoirs résinifères*. Cet ouvrage renferme une étude faite au triple point de vue historique, critique et expérimental; il est divisé en deux parties; une partie chimique dans laquelle il est question après un certain nombre de généralités très intéressantes des différents types de résines; une partie botanique dans laquelle sont étudiés les réservoirs résinifères, le mécanisme de la sécrétion normale et pathologique des résines.

L'auteur distingue des résines à tannols, des résines à résènes, des résines à acide résinolique.

Dans les résines à tannols, le caractère dépend de celui d'éthers d'alcools résineux particuliers présentant des réactions analogues à celles du tannin. Ces résino-tannols sont combinés à des acides aromatiques qui se rattachent d'une part à l'acide benzoïque, de l'autre à l'acide cinnamique.

On range dans les résines à tannols :

1° Le benjoin, le baume de Pérou, le sang-dragon des Palmiers, la résine d'Aloès, le styrax.

2° Les gommes-résines des Ombellifères (gomme-ammoniaque, galbanum, sagapenum, asa-fœtida, opoponax).

Dans les résines à résènes, il n'y a pas d'éthers de tannols ; le caractère de la résine dépend d'un résène, principe résineux résistant aux alcalis et montrant une indifférence absolue à l'égard des réactifs.

Ce groupe comprend :

1° Les résines de Burséracées (oliban ou encens, myrrhe, opoponax, baume de la Mecque, élémis, bdellium, tacamaque, mastic).

2° Les résines des Diptérocarpées (dammar, résine de Daona, baume de Gurjun, copal de Manille).

Enfin au troisième groupe, qui est celui des résines à acide résinolique (terpéno-résines) appartiennent:

1° Les résines des Conifères.

2° La résine de l'Agaric (*Polyporus officinalis*).

3° La résine des Césalpiniées (baume de Copahu, copal de Zanzibar).

Mesnard (1) a poursuivi ses recherches sur le dégagement des *odeurs* qui, on le sait, sont engendrées par des *huiles essentielles*. On se rappelle que, dans un précédent mémoire, paru dans cette revue et analysé ici-même, l'auteur exposait un procédé de comparaison des odeurs, basé sur l'emploi de l'essence de térébenthine considérée comme essence étalon avec la phosphorescence du phosphore employée comme réactif. Mais ce procédé est très délicat et il exige l'emploi d'appareils qui ne sont pas suffisamment transportables.

Il songea alors à remplacer ses anciens appareils par de nouveaux

(1) Mesnard : *Action de la lumière et de quelques agents externes sur le dégagement des odeurs* (Revue générale de Botanique, t. VIII, p. 129, 1896).

Digitized by Google

qui sont des comparateurs d'odeurs à entraînement mécanique d'essence; nous n'en donnerons pas la description.

Il étudie ensuite l'influence de la lumière sur le dégagement des parfums.

C'est la lumière, non l'oxygène, qui est la cause principale de la transformation et de la destruction des substances odorantes; mais ces deux agents peuvent, dans certains cas, combiner leurs effets.

L'action de l'oxygène est lente, régulière et donne parfois à notre sens olfactif, l'illusion d'une augmentation de la puissance odorante des parfums.

La lumière agit avec plus de rapidité et l'on ne constate jamais avec elle cette augmentation passagère.

La lumière agit comme source d'énergie chimique engendrant les transformations par lesquelles passent les produits odorants depuis leur élaboration jusqu'à leur résinification. Elle agit aussi comme source d'énergie mécanique jouant un rôle important dans le dégagement périodique du parfum des fleurs.

L'intensité du parfum dégagé par une plante dépend de l'état d'équilibre qui s'établit, à toute heure de la journée, entre la pression de l'eau dans les cellules qui tend à rejeter au dehors les huiles essentielles contenues dans l'épiderme et l'action de la lumière qui combat cette turgescence.

Mais l'irritabilité du protoplasma joue dans la vitesse de réaction de la plante à l'excitation extérieure un rôle considérable. C'est là une cause primordiale de la variation d'intensité du parfum des fleurs et l'expérience prouve qu'une insolation subite (Tubéreuse) ou le simple contact (Basilic) suffisent à déterminer une variation de l'état d'équilibre de la plante aboutissant à une augmentation presque subite de l'intensité des parfums.

Les alternances régulières du jour et de la nuit déterminent des valeurs maxima et minima de l'intensité des parfums, modifiées souvent, il est vrai, par l'inconstance du temps, mais qui engendrent, néanmoins, une véritable périodicité dans le dégagement des odeurs. Chez certaines Orchidées, plantes plus sensibles que d'autres, cette périodicité serait beaucoup plus marquée.

L'auteur examine ensuite, dans un chapitre très intéressant, l'influence de la lumière et de l'humidité sur la culture des plantes à parfums de la région méditerranéenne. Selon lui, la Tunisie, comme l'Algérie, manquent de fleurs à parfums; la lumière est trop intense et la séchesse aussi, toutes conditions qui détruisent les huiles essentielles et en font plutôt des résines au fur et à mesure de leur apparition (baume, myrrhe, encens des régions chaudes et sèches). Si l'on quitte la région saharienne et qu'on se dirige vers le Nord, on rencontre des conditions biologiques de plus en plus favorables à la culture des plantes à parfums. On en a des exemples frappants au Jardin botani-

Digitized by Google

que de Palerme où d'innombrables fleurs odorantes dégagent au printemps un parfum exquis, et sur les flancs des Alpes de Provence, aux environs de Cannes, de Grasse, de Nice, où, dans une atmosphère chaude et tranquille, à l'abri des vents du nord, les plantes, largement arrosées par les infiltrations et les ruisseaux torrentiels qui descendent des hauts sommets, produisent en abondance des parfums d'une finesse remarquable.

Le même auteur (1) a étudié en outre, dans la première partie de sa thèse, le mode de formation et l'origine des *huiles grasses* chez les végétaux.

Dans ce travail, et après quelques mots d'historique, Mesnard expose les procédés de technique microscopique usités pour mettre en évidence les huiles grasses dans les tissus végétaux; c'est ainsi qu'il est amené à indiquer l'emploi de l'acide sulfurique, de l'acide osmique, de la teinture d'orcanette, de l'orcanette acétique, des vapeurs d'acide chlorhydrique pur ; c'est ce dernier réactif qui lui a donné les meilleurs résultats. Puis il étudie la germination des huiles grasses pendant la germination des graines oléagineuses (Ricin, Courge, Arachide, Colza, Bardane, Chanvre, Pin sylvestre, Sésame, Lin, Lupin) et des graines de Graminées dont la réserve principale est l'amidon. Il passe ensuite à la formation de l'amidon transitoire dans la germination des graines oléagineuses et termine la première partie de son travail par l'examen des phénomènes respiratoires qui se produisent pendant la germination des graines.

Selon l'auteur, sauf dans quelques cas particuliers (assise à gluten des Graminées), l'huile ne se localise pas dans les assises spéciales de cellules; elle peut occuper indistinctement et en quantité variable, toutes les cellules des albumens ou des embryons.

L'emmagasinement des matières albuminoïdes de réserve (gluten, fibrine ou caséine végétale) est corrélatif de celui des huiles grasses.

Ces deux groupes de substances pénètrent au même moment dans les tissus de l'embryon en voie de germination pour y être utilisés.

L'amidon de germination paraît se former indépendammemt de l'huile de réserve alors que très souvent il semble que sa formation soit en relation avec les matières albuminoïdes de réserve.

Il en résulte que les matières azotées jouent un rôle très important dans la germination des graines oléagineuses puisqu'elles sont en relation à la fois avec l'amidon et avec les matières grasses. Bien entendu, les réactions microchimiques ne disent pas d'où vient l'amidon de germination. L'auteur croit pouvoir admettre que les matières amylacées de réserve sont à l'état non figuré, intimement mélangées à l'huile et

(1) Mesnard : *Recherches sur la formation des huiles grasses et des huiles essentielles dans les végétaux* (Ann. Sc. nat. Bot. XVIII, 257).

Digitized by Google

aux matières albuminoïdes et qu'elles sont entraînées en même temps que les autres au moment de la germination.

Enfin la mise en œuvre des réserves oléagineuses ne paraîtrait pas résulter de l'action d'une saponase; ce seraient les matières albuminoïdes convenablement hydratées qui constitueraient l'agent véritable de dislocation des matières grasses. Par contre l'amidon des Graminées est bien utilisé grâce à une amylace sécrétée par un épiderme spécial.

L'auteur s'occupe ensuite du mode de localisation des huiles grasses pendant la formation des fruits et des graines.

Ici encore la production de l'huile est intimement liée à celle des matières albuminoïdes. Partout où l'on rencontre des matières albuminoïdes en qualité notable (Noix, Chanvre, Blé, Maïs), il est toujours possible de provoquer l'apparition de l'huile, même lorsqu'elle semble à première vue ne pas devoir exister; ici encore, comme tout à l'heure au sujet de la germination des graines, il semble que les matières albuminoïdes convenablement diluées dans le corps de la plante se comportent comme un dissolvant spécial des matières grasses.

L'apparition de l'huile dans les cellules se produit au moment de la dessiccation et elle correspond à la formation des grains d'aleurone.

L'huile apparaît aussi dans les parties vertes. Elle proviendrait indirectement de l'activité des chloroleucites et dériverait d'un glucoside intermédiaire qui serait, dans certains cas, au moins, de la mannite comme S. de Luca l'a montré pour les feuilles et les jeunes fruits de l'Olivier.

Quant aux transformations qui se produisent dans les parois du fruit, elles donnent des tanins, des sucres, des tissus lignifiés, des huiles essentielles, mais elles ne concourent pas à la formation des matières grasses.

Donc, selon Mesnard, l'huile se forme dans les parties vertes et vient se déposer dans les réserves des graines.

Au contraire, Müntz et Leclerc du Sablon croient que c'est dans la graine même que les huiles sont élaborées; de plus ces auteurs considèrent les hydrates de carbone, les glucoses en particulier, comme l'origine des huiles.

(*A suivre*). ED. GRIFFON.

425 — Lille Imp Le Bigot frères. Le Gérant: Th. Clerquin

Digitized by Google

UNE MONSTRUOSITÉ DU *CITRUS AURANTIUM*

par M. H. FOCKEU

Il s'agit d'une orange de taille moyenne, nullement déformée, mais présentant à son sommet une ouverture circulaire à bords très minces, de 5 millimètres de diamètre, au fond de laquelle on aperçoit un second péricarpe.

Cette orange est sectionnée au hasard suivant un plan méridien : la section passe d'une part entre deux « quartiers » et entame légèrement un « quartier » de l'hémisphère opposé. On constate

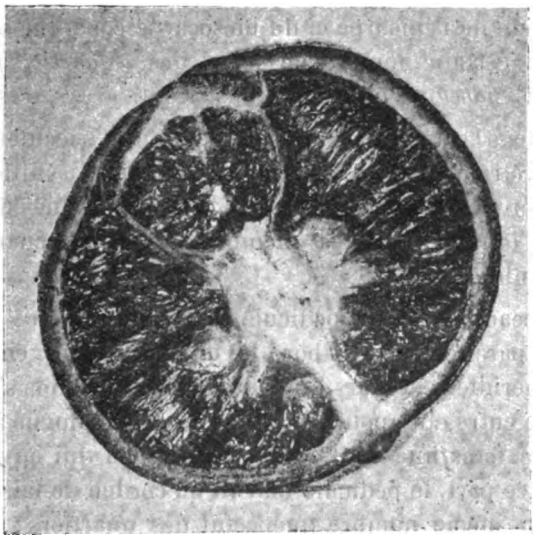


Fig. 23.

alors la présence d'une petite orange incluse dans la première, placée d'une façon symétrique et régulière dans son axe et tangente interne au pôle (fig. 23).

Digitized by Google

En désignant par *A* la grosse orange et par *a* la petite orange incluse on remarque que :

Le tiers supérieur de l'orange *a* est libre de toute adhérence avec l'orange *A* et recouvert d'un péricarpe complet.

Le reste de l'orange *a* est seulement revêtu d'un endocarpe qui prend contact avec l'endocarpe de l'orange *A*. Les *quartiers* de *A* sont tous évidés à leur sommet, formant ainsi, par leur réunion, un infundibulum dans lequel repose l'orange *a*.

Rapport des différentes parties des deux fruits.

On sait que l'orange est un fruit charnu, de forme globuleuse, appelé *hespéride*, à enveloppe corticale plus ou moins épaisse.

L'*épicarpe*, jaune, est parsemé de nombreuses glandes.

Le *mésocarpe* est blanc et charnu.

La réunion de l'épicarpe et du mésocarpe constitue le *zeste* qui entoure un certain nombre de loges, les « *quartiers* », pourvu chacun d'un *endocarpe* mince et transparent.

Chaque loge est remplie d'une pulpe charnue, succulente, formée par l'enchevêtrement de poils issus des parois. Au milieu de cette pulpe se trouvent les graines, en petit nombre, graines dépourvues d'albumen, munies d'un test membraneux et contenant souvent plusieurs embryons.

Des faisceaux, issus du pédicule, circulent à la face interne du mésocarpe, parallèlement d'abord les uns aux autres, en suivant le trajet des méridiens et leurs branches de ramifications s'anastomosent ensuite entre elles pour former un réseau analogue à celui que l'on observe dans une feuille normale, réseau qui enveloppe les loges. D'autre part, le pédicule fournit un cordon de faisceaux placentaires en même nombre que celui des quartiers ; ce cordon occupe l'axe de l'orange et envoie dans chaque loge les faisceaux nourriciers destinés aux graines.

Voyons comment se comportent les différentes parties du fruit dans l'orange *A* et dans l'orange *a*.

Digitized by Google

L'exocarpe de *A* est percé d'un orifice en son sommet, puis s'invagine et se met en rapport avec l'exocarpe de *a*.

Le mésocarpe prend la même disposition.

L'endocarpe de *a* est libre au sommet ; il s'adosse à l'endocarpe de *A* dans ses deux tiers inférieurs.

L'orange *a* peut donc être séparée de l'orange *A* avec son seul endocarpe. Le mésocarpe et l'exocarpe sont communs aux deux fruits.

A se compose de 14 loges dont 4 contenant chacune une seule graine avec un seul embryon dans chaque graine.

Fig. 24.

Fig. 25.

a comprend 8 loges toutes dépourvues de graine.

Les poils internes qui entourent les graines sont beaucoup plus courts et plus trapus dans *a* que dans *A*.

Les faisceaux qui tapissent les loges de *A* et de *a* appartiennent au même système.

Le cordon placentaire qui occupe l'axe de *A* va en diminuant d'importance vers la base de *a* ; le mince filet vasculaire qui le termine traverse *a* dont il occupe la région axiale et s'épuise à l'extrémité.

Digitized by Google

***

Les figures 24 et 25 représentent un même quartier d'orange vu suivant ses deux faces et provenant d'un autre fruit monstrueux du même genre. Ici le cas tératologique est plus net.

L'orange *a* est recouverte d'un péricarpe complet : elle est indépendante de *A* sauf en un point, le point d'attache où viennent aboutir les faisceaux placentaires de l'orange *A*.

L'orange *a*, complète, est donc incluse dans une loge interne de l'orange *A* qui n'est nullement déformée. Elle se compose de 5 « quartiers » très irréguliers, sans graines. Elle est protégée par un péricarpe très épais.

Pour mieux faire valoir ces caractères, la grosse orange a été disséquée. On a conservé le cordon placentaire, une partie de son péricarpe englobant, comme une calotte, l'orange *a* et un quartier sans péricarpe pour montrer les rapports des différentes parties des deux fruits.

Cette malformation de l'orange est très commune.

Digitized by Google

ÉTUDES SUR LA TUBÉRISATION

par M. Noël BERNARD (*Suite*).

§ II. Germination. — Infection précoce des plantules

J'ai trouvé près d'un millier de graines de Néottia en germination et quiconque voudra en chercher avec persévérance pourra certainement en trouver d'autres en tenant compte du fait que j'indique ici pour y revenir à la fin de ce chapitre : *certains pieds de Néottia fleurissent et fructifient sans sortir de terre, leurs graines germent dans les fruits mêmes où elles se sont formées.* C'est en recherchant systématiquement de tels pieds souterrains, après en avoir une fois accidentellement découvert, que j'ai pu trouver des germinations ; j'en ai récolté à quatre reprises et dans trois localités différentes. La découverte d'un pied enterré portant ses fruits, tel que celui qui est représenté dans la Planche III (fig. 22), procure en une seule fois plusieurs centaines de plantules qui proviennent incontestablement de graines. Pour étudier l'anatomie de ces plantules, j'ai simplement fait des coupes en série dans plusieurs fruits qui en contenaient un grand nombre à divers états de développement.

Les graines de Néottia à maturité (fig. 9, Pl. II), sont formées d'un embryon ovoïde, homogène, indifférencié, entouré d'un tégument membraneux ayant la forme générale d'un ellipsoïde allongé dans le même sens que l'embryon. Ce tégument est composé de cellules mortes, dont les parois de contact épaissies forment une sorte de réseau, à travers les mailles duquel l'embryon peut directement se voir. A l'une de ses extrémités, ce tégument s'attache au placenta ; cette extrémité peut facilement se distinguer, même sur les graines isolées (*m*, fig. 9, Pl. II). Si l'on se souvient que l'ovule est anatrope, on voit que cette extrémité de la graine est celle qui correspond au hile et au micropyle de l'ovule ; j'appellerai *pôle suspenseur* (*s*), le pôle de

Digitized by Google

l'embryon, qui est tourné vers cette extrémité, et *pôle végétatif* (*v*, fig. 9), celui qui est diamétralement opposé. Cette distinction est importante, puisqu'il s'agit de savoir si, dans ce cas où il n'y a pas de suspenseur différencié, les cellules, en apparence semblables des deux pôles de l'embryon, dans le développement ultérieur, ont le même sort ou un sort différent. En examinant un grand nombre de graines mûres, j'ai constaté que la taille de l'embryon y est assez variable, ainsi, du reste, que le nombre des cellules qui le composent. Toujours ces cellules renferment un protoplasma à granules brunissant par l'iode, jamais je n'y ai trouvé d'amidon.

Au moment de la germination, l'embryon augmente de volume, il distend puis déchire le tégument de la graine. L'augmentation du volume est marquée surtout au pôle végétatif, à peu près nulle au pôle suspenseur ; l'embryon prend une forme « en toupie ». Après qu'il a déchiré le tégument de la graine, l'embryon devient d'un beau blanc, surtout vers le pôle végétatif ; dès ce moment, de l'amidon s'accumule en grande quantité dans ses cellules. Sa surface est parfaitement lisse, on n'y distingue ni poils ni papilles d'aucune sorte.

Pour ce qui concerne les détails de l'anatomie des plantules, je renvoie aux figures de la Planche II et j'insiste ici seulement sur le fait dont j'ai été le plus vivement frappé, à savoir que *toutes ces jeunes plantules sont largement infestées d'endophyte.* La figure 11 (Pl. II) donne une idée de l'importance de l'infection chez une plantule ayant 2^{mm}. 1/2 de long. La zone infestée, parfaitement continue, s'étend entre l'épiderme qui est indemne et le parenchyme amylacé central : elle occupe deux à trois rangs de cellules. On distingue des cellules, irrégulièrement réparties, dans lesquelles le peloton de mycélium est digéré, d'autres où les filaments mycéliens restent bien distincts.

Cette zone infestée a dans son ensemble la forme d'une cloche ouverte en haut, emboîtée dans l'embryon, séparée de l'extérieur par l'épiderme dans la partie moyenne, ne touchant à la surface que dans la région de la pointe qui correspond au pôle suspenseur. Il est bien évident que *c'est à ce pôle suspenseur que l'infection s'est produite tout d'abord* et qu'elle s'est étendue de proche en proche au cours de la croissance ; l'examen des très jeunes embryons germant rend ce fait indiscutable (fig. 10, Pl. II).

Digitized by Google

Je montrerai plus loin, en étudiant la germination de graines d'Orchidées à suspenseur différencié, qu'elles s'infestent par le suspenseur; si l'on se souvient que le suspenseur des graines, a, pendant leur développement, le rôle d'organe absorbant (1), on retrouvera là un cas particulier de la règle qui veut que l'infection se fasse par les organes d'absorption ; mais il est remarquable, dans le cas de l'embryon homogène indifférencié du Néottia, que l'infection se fasse toujours par le pôle suspenseur et non par un autre point. Ce fait que j'ai vérifié sur les jeunes embryons germant un grand nombre de fois, sans trouver une seule exception, est sans doute l'indication d'une différence physiologique importante entre les cellules des deux pôles, différence que la morphologie ne faisait pas prévoir.

La précocité de l'infection, dont j'aurai plus loin à parler pour les Orchidées en général, est ici particulièrement évidente. Au moment où l'on voit se faire les premières divisions cellulaires au pôle végétatif, l'embryon est déjà très largement infesté, et presque toujours il y a dès ce moment des pelotons mycéliens digérés dans quelques cellules, ce qui prouve que la contamination s'est déjà faite depuis quelque temps. La figure 10 (Pl. II) permettra de juger de l'état des plantules à ces premiers stades de la germination. Dans l'un des fruits que j'ai coupés en série j'ai eu un grand nombre de ces très jeunes plantules ayant à peine dépassé la taille de l'embryon d'une graine (1/4 à 1/3 de millimètre de long) et toutes déjà largement infestées au premier moment où il devenait certain qu'elles germaient. Il paraît donc bien ici que l'infection du pôle suspenseur précède le développement du pôle végétatif ; autrement dit : *l'infection est le premier phénomène constatable de la germination.*

La jeune plantule croît d'abord seulement par un point végétatif unique bien déterminé, où je n'ai pas pu compter un nombre fixe d'initiales ; la croissance se fait surtout en longueur et le diamètre augmente peu. Les champignons gagnent de proche en proche les cellules nouvellement formées, à mesure qu'elles atteignent la taille qu'elles garderont désormais. Les plantules ayant à peu près 1 millimètre de long sont ainsi infestées sur les trois quarts de leur longueur totale. En avant de la zone infestée se trouve seulement le méristème terminal à petites cellules. Dans les

(1) Treub : *Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées.* Amsterdam, 1879.

Digitized by Google

cellules de ce méristème qui sont au contact de la zone infestée apparaissent les premiers granules d'amidon. La conséquence de ces phènomènes de la première période de croissance est la formation de *l'axe embryonnaire* de la plantule (A, fig. 12 et 13, Pl. II). Cet axe embryonnaire qui reste visible sur les plantules plus âgées a la forme d'un cône à angle au sommet aigu; souvent il se recourbe en forme de corne à boire.

A partir du moment où les plantules dépassent une taille moyenne de 2 millimètres de long, les phénomènes changent nettement d'allure : on voit se former en avant de la plantule un renflement bien marqué qui est par rapport à l'axe embryonnaire comme est à une courte épingle sa tête globuleuse. Sur ce renflement terminal entièrement formé d'un tissu embryonnaire homogène apparaissent bientôt des mamelons latéraux ayant un point végétatif distinct; ces mamelons exogènes sont l'origine des premières racines. La figure 11 (Pl II) représente une plantule qui est au stade dont je parle, on n'y distingue encore ni feuilles ni bourgeon terminal différencié.

Le renflement terminal de l'axe où apparaissent à la fois les premières racines est d'après la définition que j'ai prise le premier tubercule de la plante. Ce tubercule est entièrement formé de cellules jeunes à caractères embryonnaires, il n'est pas infesté. *C'est seulement après que ce tubercule est bien distinct que la première feuille apparaît* ainsi que le bourgeon terminal (fig. 12 et 13, Pl. II); les plantules ont alors 3 à 4 millimètres de long.

J'ai récolté à deux époques des plantules de Néottia : en septembre et en mai. En septembre les plus grandes que j'ai trouvées ne dépassaient pas trois millimètres; leur germination avait dû commencer en juin ou juillet ; en mai j'en ai trouvé de plus avancées, atteignant cinq millimètres de long, ayant un tubercule bien distinct et deux feuilles différenciées (fig. 13, Pl. II) ; ces plantules provenaient manifestement d'un pied enterré de l'année précédente, elles avaient sans doute près d'un an. Chez le Néottia comme chez les Orchidées en général, le développement des plantules venant de graines ne se fait ainsi qu'avec une extrême lenteur.

Les phénomènes de ce développement se succèdent en résumé dans l'ordre suivant au cours de la première année : *l'embryon s'infeste au pôle suspenseur; il différencie au pôle opposé un point*

Digitized by Google

végétatif. Ce point végétatif semble fuir devant l'infection pendant tout le temps que se constitue l'axe embryonnaire. En avant de cet axe embryonnaire se forme le premier tubercule. Alors se différencie le bourgeon terminal et sa première écaille ; ce bourgeon terminal est séparé de la zone infestée par la masse indemne du tubercule. La tubérisation précoce accompagne ici l'infection, elle précède la différenciation du premier bourgeon de la plante.

Cette tubérisation précoce s'observe non seulement pour les plantes venant de graines, mais encore pour celles qui proviennent du bourgeonnement terminal des racines. Prillieux a signalé ce mode de multiplication de la plante qui est très fréquent : les racines d'un pied mort, isolées dans le sol, bourgeonnent par leur extrémité et donnent de nouveaux nids d'oiseau. J'ai représenté dans la Planche II la coupe d'une extrémité de racine bourgeonnante (fig. 15) et l'aspect extérieur d'une autre racine à un stade plus avancé (fig. 16). La racine isolée est largement infestée par sa partie postérieure ; son point végétatif seul est indemne. L'ensemble est comparable à un axe embryonnaire infesté à point végétatif indemne, le développement se fait suivant un mode comparable. Le méristème terminal de la racine, cloisonnant activement ses cellules, donne un petit tubercule de parenchyme amylacé (fig. 15). Ce tubercule, d'un beau blanc de lait, déchire la coiffe de la racine ; c'est seulement après qu'il est bien marqué, souvent alors qu'il a déjà développé quelques jeunes racines, qu'un bourgeon terminal se différencie (fig. 16).

Il n'est pas facile de savoir si les plantes que l'on trouve à des stades avancés de développement proviennent de graines ou de semblables tubercules radicaux. Le développement dans l'un et l'autre cas doit se poursuivre de la même manière, j'étudierai la suite des phénomènes qu'il présente, sans me préoccuper de l'origine des plantes que j'ai récoltées ; elles étaient pour les faits généraux que j'ai à indiquer comparables les unes aux autres.

§ III. — Développement du bourgeon terminal.

Au cours de toute la vie comme pendant la première période, chaque tubercule au moment où il se forme n'est pas infesté (fig. 12). Un entre-nœud qui évolue en tubercule, est en presque tous les points de son pourtour le siège d'une active prolifération cellulaire,

Digitized by Google

les racines naissant toutes à peu près simultanément. Cette prolifération intéresse l'épiderme et les assises corticales externes, c'est-à-dire précisément le seul tissu de la plante où l'endophyte se propage. Que ce tissu ne soit pas atteint au moment où il est à un état embryonnaire, c'est un cas particulier d'une règle générale que j'ai posée tout d'abord. Je l'ai vérifiée ici un grand nombre de fois ; ce caractère n'avait, au reste, pas échappé à Irmisch, qui note en une courte phrase que la matière brune, si abondante dans les cellules corticales des racines adultes, n'existe pas dans les racines jeunes. Le tubercule s'infeste plus tard, au moment où il prend ses caractères définitifs et quand la croissance est bien localisée à la pointe des racines. Un tubercule qui est l'état de t_1 (fig. 12), commence généralement à s'infester à sa partie postérieure. Ce qu'il faut retenir ici d'essentiel, c'est qu'*un tubercule, au moment où il se forme, fait momentanément obstacle à la progression de l'endophyte dans la plante.*

Les entre-nœuds du rhizome évoluent successivement en tubercules, de telle manière que l'on trouve toujours le plus jeune tubercule en arrière du bourgeon terminal et en avant d'un tubercule infesté. Au moment où un tubercule s'infeste, l'entre-nœud du bourgeon terminal qui est immédiatement en avant de lui commence à se tuberculiser. *Le bourgeon est ainsi toujours protégé contre l'infection par la formation de nouveaux tubercules.*

La seule remarque importante à faire maintenant est relative à la manière dont la plante arrive à fleurir. La différenciation des fleurs est plus précoce encore chez le *Neottia Nidus-avis* que chez les Ophrydées (1). Dès le mois de juillet, j'ai trouvé des pieds dont les fleurs étaient déjà formées dans le bourgeon terminal ; or, à ce moment, l'époque de la floraison est passée, aucun pied nouveau ne sort de terre, il s'agit donc de plantes qui ne fleuriront que l'année suivante. Dès le mois de mai, on trouve des rhizomes portant dans leur bourgeon terminal l'ébauche des fleurs qui viendront au jour seulement l'an d'après. Au moment où la hampe florale se différencie ainsi un an avant la floraison, le bourgeon terminal est séparé de la zone infestée par un tubercule indemne. L'infection s'étend peu à peu à ce tubercule au

(1) Irmischt signale cete différenciation très précoce de la hampe florale.

Digitized by Google

cours de l'année suivante, mais ici comme chez les Ophrydées, le bourgeon, arrivé à un haut degré de différenciation, ne forme plus de tubercule nouveau : au moment où la hampe se développe, pour se dessécher peu après, l'endophyte atteint à sa base les racines les plus antérieures.

Le bourgeon a donc été protégé de l'infection par la formation des tubercules successifs depuis son apparition jusqu'à sa différenciation complète ; le dernier tubercule n'achève d'être infesté que quand la hampe se déploie.

De même, l'étude des Ophrydées montre que la différenciation de la hampe se fait au moment où la plante n'est pas infestée, mais que son développement a lieu en pleine période d'infection. Il y a entre les deux cas une analogie manifeste du mode de végétation ; cette analogie n'empêche pas qu'il y ait entre eux une différence importante du mode de nutrition.

Chez le Néottia, il se forme de l'amidon depuis le début de la vie jusqu'à l'époque de la constitution complète du rhizome. Cet amidon apparaît dans chaque tubercule qui se forme et reste localisé dans les assises corticales profondes du rhizome et des racines depuis la zone infestée jusqu'à la zone vasculaire ; il en existe en moindre quantité dans les cellules de la moelle du rhizome.

Au moment où un nouveau tubercule se forme, on ne voit l'amidon disparaître dans aucun des tubercules précédents. Le nombre des grains dans les cellules ne diminue pas, ces grains ne se montrent en aucune manière corrodés. Il paraît donc que l'amidon se forme bien à tous les moments au moyen d'une partie de l'aliment que la plante absorbe à ce moment là ; il n'y a pas en ce cas, comme cela arrive en d'autres, un simple déplacement de l'amidon qui, digéré en un point, se reforme en un autre.

Pendant tout le cours du développement, une partie seulement de l'aliment disponible est employée à la différenciation du bourgeon terminal, une autre partie s'accumule en arrière de lui dans les tubercules successifs.

En suivant le langage qui est généralement adopté, il faudrait dire qu'il y a mise en réserve d'une partie de l'aliment dans les tubercules ; mais le mot de « réserve » convient ici fort mal, puisque *au moins en majeure partie l'amidon accumulé dans les tubercules n'est jamais consommé par la plante.*

Digitized by Google

Si l'examen microscopique ne donne pas de renseignements plus précis, il suffit pourtant à mettre hors de doute la vérité de cette affirmation. J'ai examiné les rhizomes de pieds en fleurs ou en fruits, ou même de pieds à hampes desséchées et j'ai toujours vu autant d'amidon dans les zones corticales internes de tous les tubercules. Tout au plus après la floraison on peut voir que la quantité d'amidon a diminué à la partie antérieure du rhizome, dans le parenchyme médullaire de son cylindre central ; mais dans les zones corticales, au contact de la zone infestée d'un bout à l'autre du rhizome, comme dans les racines, les cellules restent remplies de grains d'amidon à ce moment comme à tout autre.

La plante meurt souvent ainsi après avoir fleuri, et les réserves qui se sont faites lui demeurent inutiles ; l'amidon accumulé est consommé par d'autres êtres. Parfois les rhizomes noircissent et sont détruits par des microorganismes divers, l'extrémité des racines seule conservant sa vitalité et donnant de nouvelles plantules. J'ai trouvé dans ces vieilles racines de Néottia, en très grande abondance, les larves et les pupes d'un diptère qui passe pour rare : le *Chyliza vittata* (1). Ces larves perforent les racines encore vivantes dans le cours de l'été, elles y creusent une galerie qui est exactement à leur taille, en se nourrissant du parenchyme amylacé central qu'elles détruisent, jusqu'au contact de la zone infestée. Depuis deux ans j'ai trouvé, aussi bien à Saint-Germain qu'à Fontainebleau, un très grand nombre de ces larves, et il est rare que les pieds qui viennent de fleurir n'en contiennent pas quelques-unes dans leurs racines ou leurs rhizomes.

Le fait que peu d'aliment soit utilisé à chaque moment par la plante est rendu plus manifeste encore par l'extrême lenteur du développement pendant toute la vie. Les évaluations approximatives que j'ai pu faire de la durée de ce développement, ont suffi à me donner la conviction qu'il exige un temps considérable.

J'ai indiqué déjà que dans la première année il y avait formation d'un seul tubercule et aussi qu'il fallait une année entière pour la

(1) J'ai obtenu des éclosions de pupes au laboratoire ; M. Giard, à qui je les ai fait transmettre, a bien voulu les déterminer et faire connaître leur mode de vie. [Voy. Sur la biologie du *Chyliza vittata*. *Bull. Soc. Entom. de France*. N° 16, 1900]. Dans les racines du *Limodorum abortivum* il existe des larves semblables. Je ne sais si elles sont de la même espèce ou d'une espèce voisine, n'en ayant pas eu d'éclosion.

Digitized by Google

seule différenciation des fleurs sans apparition de tubercule nouveau. A ces deux années il faut ajouter le nombre de celles qui sont nécessaires pour la formation de 5 à 9 tubercules qui existent, en plus du premier formé, à l'époque de la floraison. Il me paraît assez vraisemblable qu'ici, comme chez les Ophrydées, il ne se forme qu'un tubercule par an. Cela donnerait de 7 à 11 ans pour qu'une plante venue de bourgeon radical ou de graine arrive à fleurir. On trouve à une même époque, au printemps par exemple, assez de stades divers des plantes que l'on déterre pour qu'il ne paraisse pas que cette évaluation ait rien d'exagéré (1). Elle est fort au dessus pourtant de ce qu'on pense en général : Irmisch décrit comme plantes de première année des plantes trouvées au printemps qui ont 1 cent. 1/2 de long et qui portent trois tubercules ; il y a là certainement une erreur, car j'ai trouvé à la même époque des stades bien moins avancés (fig. 13, Pl. II). Irmisch ne les connaissait pas, n'ayant observé ni la germination des graines ni le bourgeonnement des racines. Pour avoir une évaluation précise et certaine du temps nécessaire au développement, il faudrait cultiver la plante, et jusqu'ici on n'y a pas réussi.

Je compare maintenant ces faits à ceux que l'étude des Ophrydées m'a fait connaître. Chez ces plantes la différenciation ralentie coïncide avec l'infection, elle s'accélère quand l'infection n'existe plus ; le développement n'est uniformément lent qu'au début de la vie, époque à laquelle un seul bourgeon d'une plante presque constamment infestée met plusieurs années à évoluer en produisant plusieurs tubercules successifs.

Pour le *Neottia Nidus-avis* la lenteur du développement et de la différenciation, l'accumulation de réserves sont de règle constante dans la vie d'un bourgeon qui arrive à produire 6 à 10 tubercules. Je crois pouvoir relier ces faits à la persistance de l'infection caractéristique de cette plante.

L'étude qui va suivre apportera une confirmation à cette manière de voir en montrant que l'accélération du développement si nette chez les Ophrydées s'observe à un moindre degré chez le *Neottia*

(1) La recherche assez pénible des pieds souterrains à laquelle j'ai consacré des journées entières, m'a amené à déterrer un nombre considérable de pieds. Il n'est nullement exagéré de dire qu'on trouve à une même époque 10 fois plus de plantes en voie de développement sous terre que de plantes à tige aérienne.

Digitized by Google

Nidus-avis pour des bourgeons de second ordre mieux défendus contre l'infection que le bourgeon terminal.

§ IV. Développement des bourgeons de second ordre du rhizome

Des bourgeons de second ordre se voient généralement à l'aisselle des écailles du rhizome, elles peuvent en être toutes pourvues à l'exception toutefois des écailles postérieures. Ces bourgeons de second ordre peuvent se développer et porter des bourgeons axillaires de troisième ordre (fig. 19, Pl. III), et ainsi de suite. Dans les descriptions qui vont suivre comme dans les figures, je désignerai par e_1, e_2, e_3... e_n les écailles du rhizome successivement produites par le bourgeon terminal, et par b_1, b_2... b_n les bourgeons de second ordre qui leur correspondent ; les lettres b', b'' et b''' affectées d'indices, seront employées pour désigner les bourgeons de troisième, quatrième et cinquième ordre.

Il importe tout d'abord de se représenter exactement les conditions dans lesquelles ces bourgeons se trouvent, pendant leur développement, en ce qui concerne l'infection. Les bourgeons de second ordre naissent à l'aisselle des écailles, serrées les unes contre les autres, d'un bourgeon terminal de rhizome en voie de développement (b_6, b_7, fig. 12). Plus tard, les entrenœuds qui séparent ces écailles s'allongent, évoluent en tubercules puis s'infestent. Par suite les bourgeons s'isolent sur le rhizome entre les tubercules successifs comme le montre la figure 13, et ils sont successivement atteints par l'endophyte. Quand on étudie les bourgeons de second ordre d'un rhizome il importe de se rappeler que les bourgeons postérieurs (b_2, b_4) ont été les premiers atteints par l'endophyte et qu'au contraire les bourgeons antérieurs (b_6, b_7) ont été protégés de l'infection pendant longtemps par les tubercules que le bourgeon terminal a produits en arrière d'eux (t_4, t_5, t_6, t_7). Les bourgeons de second ordre situés à la partie antérieure d'un rhizome peuvent produire des bourgeons de troisième ordre avant d'être atteints par l'endophyte. Ces bourgeons de troisième ordre sont protégés de l'infection d'abord par les tubercules formés sur l'axe principal, ensuite par ceux qui se forment sur l'axe de second ordre (fig. 19, Pl. III).

En résumé le développement des bourgeons se poursuit à l'abri de l'infection pendant un temps de plus en plus long quand on

Digitized by Google

considère soit, pour les bourgeons du second ordre, ceux qui sont de plus en plus antérieurs sur le rhizome, soit, pour une même pousse, les bourgeons dont l'ordre est de plus en plus élevé. L'étude du développement de ces bourgeons permet d'apprécier les conséquences qu'entraîne pour eux l'atteinte plus ou moins précoce par l'endophyte.

En étudiant le mode de différenciation des bourgeons on peut distinguer deux cas extrêmes reliés par des intermédiaires faciles à concevoir.

1° Les bourgeons qui sont rapidement atteints par l'endophyte ne différencient leurs feuilles successives et leurs fleurs qu'avec une grande lenteur; ils donnent de nombreux tubercules. Ces bourgeons évoluent à très peu près comme le bourgeon terminal.

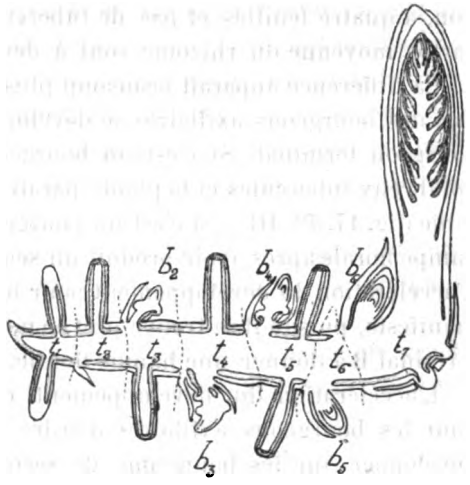


Fig. 26.— Pied de *Neottia Nidus-avis* prêt à fleurir (fin avril) portant des bourgeons à divers états de développement (coupe schématique). Zone infestée en pointillé.

2° Les bourgeons qui sont protégés contre l'infection évoluent en différenciant de suite des feuilles nombreuses. Ils sont hautement différenciés quand l'endophyte les atteint ; ils peuvent alors produire tardivement un seul tubercule avant de donner des fleurs. Dans ce second cas, les bourgeons se différencient et se développent avec une rapidité beaucoup plus grande que dans le premier.

Par ces faits l'on trouve dans la seule étude du *Neottia Nidus-avis* en dehors de tout argument tiré de la Biologie comparée, une raison pour croire que *la tubérisation des bourgeons et la lenteur de leur différenciation sont des conséquences de l'infection*. Tout se passe au moins comme s'il en était ainsi ; c'est ce que montreront les cas que j'étudie ici.

Digitized by Google

La figure 26, les figures 17 et 18 (Pl. III) sont relatives à des cas divers du développement des bourgeons de second ordre. Dans le cas fréquent où, au moment de la première floraison, aucun bourgeon de second ordre n'a pris un développement considérable, on constate pourtant que les bourgeons postérieurs du rhizome n'ont encore qu'une feuille et déjà se tuberculisent, tandis que les bourgeons antérieurs portent des feuilles nombreuses et ne se tuberculisent pas encore. Ce cas est celui de la figure 13; le bourgeon b_4, qui est le plus âgé et le plus anciennement atteint par l'endophyte, n'a qu'une écaille et porte un tubercule; le bourgeon b_2, qui est le plus jeune, mais qui a été le plus longtemps protégé de l'intection, a quatre feuilles et pas de tubercules. Les bourgeons de la partie moyenne du rhizome sont à des états intermédiaires.

La différence apparaît beaucoup plus nettement dans le cas où l'un des bourgeons axillaires se développe en même temps que le bourgeon terminal. Si c'est un bourgeon postérieur, il donne de nombreux tubercules et la plante paraît alors avoir un rhizome ramifié (fig. 17, Pl. III) ; si c'est un bourgeon antérieur, il donne une hampe florale après avoir produit un seul tubercule (fig. 18, Pl. III). L'accélération du développement pour le bourgeon *b* est, en ce cas, manifeste, puisqu'il se trouve prêt en même temps que le bourgeon terminal B à donner une hampe florale.

L'accélération du développement devient plus nette encore pour les bourgeons axillaires d'ordre supérieur qui peuvent se développer sur les bourgeons de second ordre (fig. 19, Pl. III). Ces bourgeons d'ordre divers peuvent arriver en même temps à donner des hampes florales, ce qui suffit à prouver que les derniers apparus ont évolué plus vite que les précédents. La figure 20 (Pl. III) en donne un exemple remarquable : cinq bourgeons d'un même pied appartenant à trois ordres successifs (b, b'_1, b'_2, b''_1, b''_2) ayant à la même époque (mai) achevé la différenciation de leurs fleurs. Je renvoie pour le détail de ce cas à l'explication de la planche.

Ces exemples suffisent pour montrer que le développement des bourgeons se présente à première vue avec une assez large variabilité de caractères. La multiplication de la plante par développement de ces bourgeons a été comprise de diverses manières qu'il m'importe de rappeler.

Digitized by Google

On sait que beaucoup d'Orchidées à rhizome végètent *en sympode* : à la base de la hampe florale de chaque année se développe un bourgeon axillaire qui donne la hampe florale de l'année suivante. Irmisch, avec certaines réserves, pensait qu'il en était de même chez le Néottia. Prillieux a combattu cette opinion. Drude, après Irmisch, l'a soutenue. Les faits rapportés par ces trois observateurs sont exacts, leur désaccord vient de ce que, après avoir observé trop peu de cas, ils ont cherché à les rattacher à un mode de végétation plus simple que n'est celui du Néottia.

Le mode de végétation en sympode s'observe quelquefois, j'en ai vu des exemples indiscutables pour des pieds qui au printemps portaient, en même temps que la hampe desséchée de l'année précédente, une hampe nouvelle due au développement d'un bourgeon axillaire antérieur de l'axe primaire. Ce cas est très rare, Prillieux n'en a rencontré aucun exemple. Le plus souvent il y a comme j'ai dit une telle accélération du développement des bourgeons que les deux axes (fig. 18, Pl. III) ou les trois axes (fig. 20, Pl. III) disposés en sympode portent des fleurs en même temps. Prillieux a vu quelques exemples de ce cas assez fréquent qui diffère du mode typique de végétation en sympode par la rapidité plus grande du développement des bourgeons.

Ce qui pourrait faire croire à la fréquence du mode de végétation sympodique régulier c'est que l'on trouve comme j'ai dit au moment de la floraison des bourgeons hautement différenciés à la partie antérieure du rhizome où s'attache la hampe (b_1 fig. 13); Irmisch et Drude l'ont remarqué. Mais, comme l'a fait observer Prillieux, on constate, quand on déterre les pieds pendant l'automne, que la plupart sont morts après avoir fleuri. Les bourgeons antérieurs atteints par l'infection ne se sont pas développés. Cet arrêt du développement des bourgeons peut se produire même après qu'ils ont complètement différencié leurs fleurs et c'est un cas qui n'est pas rare. La plante représentée dans la figure 20 (Pl. III) en donne un exemple ; comme j'ai dit les bourgeons b, b'_1 b'_2 b''_1 b''_2 avaient au même moment (mai) différencié leurs fleurs, mais tandis que les bourgeons b'_2 b''_1 b''_2 étaient manifestement sur le point de se développer en hampes, les bourgeons b et b'_1, intacts en apparence, étaient envahis par l'endophyte jusqu'à la base des hampes florales (la limite supérieure de la zone infestée est indiquée par un

Digitized by Google

trait sur la figure), et ces hampes florales noircies et desséchées n'auraient évidemment pas pris d'autre développement. Plusieurs fois j'ai observé des cas semblables pour des bourgeons intacts en apparence mais largement envahis d'endophyte et ayant leurs bourgeons floraux desséchés.

La mort fréquente des bourgeons atteints par l'endophyte empêche à elle seule qu'il y ait un développement sympodique régulier ; le mode de multiplication de la plante par bourgeons est plus complexe ; on peut, à ce qu'il me paraît, seulement le comprendre si l'on tient compte de la condition essentielle qu'est ici l'infection.

Le dessèchement des bourgeons hautement différenciés que l'endophyte atteint est à un point de vue plus général intéressant à noter. Ici comme pour les Ophrydées les bourgeons hautement différenciés ne réagissent plus à l'infection qui les gagne en formant des tubercules ; mais chez le Néottia ils ne peuvent que se développer en hampes florales ou mourir ; on verra dans le paragraphe suivant qu'ils développent parfois leur hampe florifère d'une manière anormale, mais jamais en tous cas ils ne donnent de tige feuillée, comme cela arrivait chez les Ophrydées : toutes les tiges aériennes de la plante portent des fleurs.

§ V. — Pieds a hampe souterraine. Conditions de la germination

J'ai indiqué, au début de ce chapitre, que certains pieds de Néottia fleurissent et fructifient sous terre ; c'est dans les capsules que portaient des hampes enterrées, que j'ai trouvé des graines en germination. La production de ces pieds souterrains n'est pas un fait accidentel : malgré les difficultés spéciales de la recherche, j'en ai trouvé plus de cinquante, à divers stades de développement dans des localités variées.

Ces pieds proviennent de rhizomes qui ne sont, en général, pas plus profondément enterrés que ceux des pieds normaux ; les tiges ne sortent pas du sol, parce qu'elles se recourbent de diverses manières à l'époque de leur croissance, tandis que les tiges aériennes sont toujours parfaitement rectilignes et verticales. La figure 22 (Pl. III), qui représente une des hampes souterraines dont les fruits contenaient des graines en germination donne un exemple de cette disposition des tiges enterrées. Comme on le voit, dans ce

Digitized by Google

cas, la tige, après s'être élevée verticalement, se recourbe et plonge vers le bas de telle façon que sa partie extrême, qui porte les fruits, se trouve au dessous du rhizome. Les courbures sont le plus souvent régulières, mais se produisent en des points variables; certains pieds en présentent jusqu'à trois ou quatre successives dans des sens différents; elles s'accompagnent de torsions de la tige sur elle-même qui affectent l'ensemble des faisceaux libéro-ligneux, disposés irrégulièrement en spirale. Dès le mois d'avril, on peut reconnaître les pieds qui ne sortiront pas de terre au recourbement de leur bourgeon (fig. 21, Pl. III); les pieds qui donneront des tiges aériennes ont à ce moment un bourgeon régulièrement vertical. Ces pieds souterrains fleurissent et fructifient sensiblement aux mêmes époques que les pieds à hampes aériennes. Les fleurs s'ouvrent d'une façon normale et ne diffèrent des fleurs aériennes par aucun caractère essentiel; le pollen est en tétrades et pulvérulent comme à l'ordinaire; il y a nécessairement ici autofécondation des fleurs (1).

La maturation des ovules et le premier développement des graines m'ont paru s'effectuer normalement pour de nombreux pieds souterrains que j'ai récoltés après l'époque de la fécondation (20 juin). Je n'ai pas observé les derniers stades de la maturation des graines, mais j'ai trouvé une quinzaine de pieds souterrains portant des fruits. La tige contournée est alors ligneuse et creusée d'une lacune centrale; la différenciation histologique s'est poursuivie jusqu'à son terme comme pour les tiges aériennes. Les fruits sont, comme à l'ordinaire, des capsules à six valves; ils sont seulement aplatis ou contournés de diverses manières (fig. 22, Pl. III), ce qui peut s'expliquer par les difficultés de leur croissance dans le sol. Quatre des pieds que j'ai récoltés à cet état contenaient dans leurs capsules des graines en germination.

L'enterrement des hampes est dû à leur courbure, et ce n'est pas inversement, comme je l'ai cru tout d'abord, à l'enterrement

(1) C'est à ce point de vue, un cas intéressant à noter dans cette famille des Orchidées où Darwin a cherché les exemples les plus nets de fécondation croisée nécessaire. Quand bien même la fécondation croisée serait de règle pour les fleurs aériennes de cette espèce, il n'y aurait qu'un bien faible argument à en tirer, puisque les graines produites, après autofécondation, par ces pieds souterrains germent, à ce qu'il semble, le plus facilement, si tant est même que les autres puissent germer.

Digitized by Google

que la courbure est due. En effet les pieds enterrés que j'ai trouvés étaient le plus souvent dans un sol meuble ne pouvant pas présenter d'obstacle sérieux à une croissance régulière ; il arrive même pour des pieds à rhizome peu profond que la hampe se recourbe bien qu'elle sorte de terre ; quoique ce fait soit assez rare, il suffit que j'en aie observé quelques exemples pour établir que la courbure de la hampe ne saurait être attribuée en général à la présence d'un obstacle, dans le sol, s'opposant mécaniquement à la croissance. J'ai d'autre part cherché en vain s'il n'existait pas pour ces tiges contournées de parasite local expliquant leur déformation. Il paraît donc que la courbure est due à des variations irrégulières du géotropisme de la tige en voie de croissance ; *elle est attribuable à un état particulier des pieds qui s'enterrent et non à des circonstances accidentelles extérieures* (1).

Cette modification des pieds qui demeurent sous terre a-t-elle un rapport avec l'infection de la plante ? Je n'oserais l'affirmer, bien que cela me paraisse vraisemblable. La seule raison particulière que j'aie ici de le croire est que, pour deux jeunes hampes déjà courbées, j'ai observé une extension anormale de la zone infestée : l'endophyte s'était propagé à la base de la hampe, jusqu'au dessus de l'insertion des premières feuilles (trait pointillé fig. 21, Pl. III), tandis que pour les pieds normaux qui, à la même époque sont prêts à fleurir, l'endophyte ne gagne souvent pas même les racines les plus antérieures. La recherche des pieds souterrains est plus difficile au début du printemps que pendant l'été, les pieds normaux non sortis encore ne pouvant servir pour la guider : je n'ai observé que deux de ces stades jeunes à infection étendue. Au moment où les pieds souterrains sont en fleurs, la zone infestée est limitée à peu près de la même manière, mais la différence avec les pieds normaux est moins sensible. Ce n'est que lorsque la hampe meurt que l'endophyte se propage jusqu'aux fruits, comme je le dirai plus loin. Il y a plus d'une raison de croire que l'infection n'est pas sans rapports, dans des cas divers, avec des variations du géotropisme ; pour le Néottia, je suis porté à voir dans le cas des plantes à tige contournée, un intermédiaire entre celui des plantes à hampe normale et à infection limitée au rhizome, et celui des

(1) Comme je l'avais dit, incidemment du reste, dans une communication préliminaire sur ce sujet. (*Comptes-Rendus*, 15 mai 1899).

Digitized by Google

plantes à hampe tout à fait avortée et à infection très étendue que j'ai signalé déjà. Mais je ne puis donner cette interprétation qu'avec réserve.

Quoi qu'il en soit, l'existence de ces pieds souterrains me paraît, à plus d'un titre, un fait intéressant à noter dans l'histoire de cette plante. Comme je l'ai rappelé, le Néottia vit normalement plusieurs années sous terre avant de développer à la lumière atténuée du sous-bois une hampe bientôt desséchée, mais il peut aussi fleurir dans l'humus même et y mûrir ses fruits. Par là cette plante paraît adaptée d'une façon particulière à la vie dans l'humus des hautes futaies où le sol, sans cesse, s'exhausse par les chutes de feuilles annuelles. C'est presque exclusivement dans les grands bois de hêtre qu'on la trouve, mais, tandis que le plus souvent les pieds sont relativement rares et espacés à l'intérieur des bois, ils poussent presque côte à côte en groupes nombreux et serrés sur les talus peu élevés du bord des routes *où l'on rejette chaque année les feuilles de hêtre* qui forment, en se détruisant, un abondant terreau. Cette grande abondance du *Neottia Nidus-avis* sur le bord des routes les mieux entretenues est, dans la forêt de Fontainebleau, tout à fait caractéristique. Il y a, pour ainsi dire, en ces points, une chute de feuilles annuelle plus abondante que partout ailleurs; la plante retrouve là une condition qui a dû être naturellement réalisée dans les grandes forêts non défrichées d'autrefois, elle s'y multiplie mieux que partout ailleurs, les pieds à hampes enterrées comme les pieds normaux y sont plus robustes et plus nombreux.

La formation normale de hampes souterraines n'est pas particulière au *Neottia Nidus-avis*. J'ai trouvé un pied de *Limodorum abortivum* complètement souterrain, ayant des fleurs ouvertes à plus de trente centimètres sous terre dans un sol caillouteux; ce pied n'aurait certainement jamais vu le jour, sa tige n'était que faiblement contournée. La rareté des stations de *Limodorum*, la profondeur des rhizomes qu'on ne peut atteindre qu'en creusant des tranchées à la pioche, m'ont empêché de rechercher d'autres plantes semblables de cette espèce. A plusieurs reprises j'ai rencontré des pieds de *Monotropa hypopitys* entièrement souterrains et dont les tiges étaient de diverses manières contournées à la façon de celles des pieds souterrains de Néottia. Ces pieds enterrés de *Monotropa* peuvent mûrir leurs graines : j'en ai trouvé plusieurs portant

Digitized by Google

des fruits, mais je n'ai pas vu dans ces fruits de graines en germination ; je ne doute guère cependant que ce soit là qu'il faille en chercher. Pour le *Monotropa* le fait de l'enterrement complet de certains pieds ne paraîtra pas étrange si l'on se rappelle la forme normale en crosse des hampes florifères, qui, généralement, sortent à peine de terre. Le cas du Néottia n'est donc ni accidentel ni isolé : *la vie entièrement souterraine paraît un mode fréquent d'existence chez certaines plantes phanérogames de l'humus.*

En étudiant les plantules de Néottia j'ai dit qu'elles étaient largement infestées d'endophyte dès le début de leur germination. Il est facile de comprendre comment cette infection a été réalisée pour les graines des pieds souterrains où j'ai trouvé ces plantules. En ouvrant la plupart des fruits où les graines germaient, j'y ai trouvé les embryons inclus dans une masse cotonneuse de filaments mycéliens enchevêtrés. Ce mycélium était, par le pédoncule des fruits, en continuité, avec un mycélium semblable remplissant plus ou moins complètement la lacune centrale dont ces vieilles tiges sont creusées. J'ai semé de ce mycélium de la hampe ou des fruits dans des tubes stériles sur carotte ou pomme de terre et j'ai eu ainsi dans presque tous les cas, le développement d'un seul champignon morphologiquement identique à l'endophyte obtenu à partir des racines (1). Il paraît donc que les endophytes normaux de la plante concourent, avec d'autres microorganismes, à sa destruction après la formation des fruits ; mais dans les fruits qui sont atteints, les graines s'infestent et germent.

Rien de semblable ne s'observe pour les hampes aériennes ; le mycélium du rhizome se propage à la partie inférieure de la hampe enterrée dans le sol humide, mais il n'atteint pas la partie aérienne et n'arrive pas aux fruits. En semant directement en tubes stériles les graines des capsules aériennes, je n'ai obtenu en aucun cas le développement d'un Fusarium. Souvent ces semis sont restés tout à fait stériles. On sait d'autre part qu'on n'a jamais pu faire germer

(1) Le mycélium le plus abondant des vieilles tiges et des fruits est différent cependant de celui qui se développe en culture : c'est un mycélium brun avec des anastomoses en boucle entre cellules voisines d'un même filament. Cette forme de mycélium est toute semblable à celle que Chodat et Lendner ont rattaché au Fusarium endophyte du *Listera cordata*. (*Rev. mycolog.* 1898, Pl. CLXXXII, fig. 19).

Digitized by Google

les graines des hampes aériennes du *Neottia Nidus-avis*. J'ai essayé moi-même bien souvent d'en faire germer dans des conditions diverses et n'y suis jamais parvenu.

Cette question de la germination des Orchidées faisant l'objet du chapitre suivant, je n'y insiste pas ici et je rappelle seulement pour finir les conditions dans lesquelles Bruchmann (1) a observé la germination des spores de Lycopodes, ces conditions me paraissant se rapprocher de celles que je fais connaître pour le Néottia. Les prothalles de ces Lycopodes sont souterrains, sans chlorophylle, largement infestés par des endophytes. Ils existaient en grand nombre dans certaines localités de la forêt de Thuringe où le sol avait été remanié à la suite de travaux forestiers. Dans ces localités, il n'y avait pas de Lycopodes adultes mais seulement des plantules. Il faut admettre que des pieds adultes, portant des spores, avaient été enterrés là et que les spores avaient germé ; mais d'après la date d'exécution des travaux de la forêt, il faudrait conclure dans ce cas que les spores qui germaient avaient été enfouies neuf ans auparavant. Bruchmann n'est pas sans s'étonner de ce fait ; il n'a pas envisagé l'hypothèse où les pieds enfouis auraient continué à végéter sous terre et à produire des spores capables de germer ; cette hypothèse ne me paraît pas invraisemblable, mais, en vérité, je me serais gardé de faire entre ce cas et celui du Néottia un tel rapprochement s'il n'existait pas d'autre part entre les Lycopodiacées et les Orchidées tant de convergences étonnantes.

(1) Bruchmann : *Die Prothallien und die Keimpflanzen mehrere europäischer Lycopodien*. Gotha, 1898.

(*A suivre*).

Digitized by Google

ACTION DE LA LUMIÈRE

SUR DES PLANTES PRÉALABLEMENT ÉTIOLÉES

par M. H. RICÔME (*Fin*).

II. — RÉSUMÉ

Les plantes soumises à l'expérience peuvent être groupées en trois séries :

1°. Plantes à réserves abondantes et à germination hypogée : *Solanum tuberosum* (issu du tubercule), *Faba vulgaris*, *Ervum Lens* ;

2°. Plantes à réserves abondantes et à germination épigée : *Ricinus communis* ;

3° Plantes à réserves peu abondantes et à germination épigée ; *Senecio Jacobaea*, *Sinapis alba*, *Cheiranthus Cheiri*, *Perilla nankinensis*.

Dès ce moment, je me servirai, afin d'éviter de longues périphrases, des expressions : étiolement de longue durée, de peu de durée. Il faut entendre par là que la privation de lumière a eu une durée telle que la plante a épuisé, durant son séjour à l'obscurité, la plus grande partie de ses réserves nutritives dans le premier cas, une faible partie seulement dans le second.

Poids secs et poids frais. — Les données suivantes se rapportent à la partie aérienne seule de la plante (tiges et feuilles). Le poids sec des plants étiolés-reverdis est inférieur au poids normal. Mais tandis que les échantillons pourvus de réserves au moment du retour aux conditions favorables d'éclairement, s'écartent peu du poids sec normal, les échantillons pauvres en réserves à ce moment pèsent beaucoup moins que les témoins. Il en est de même du poids frais.

La proportion d'eau est beaucoup plus élevée dans les plants étiolés que dans les témoins. Dans les échantillons étiolés exposés à la lumière, la proportion d'eau diminue durant un certain nombre

Digitized by Google

de jours et finit par devenir comparable à la proportion normale. Elle peut même parfois devenir inférieure à cette quantité, notamment dans les espèces du troisième groupe reverdies après un étiolement prolongé.

La perte d'eau dans les premiers jours d'exposition à la lumière est assez considérable pour faire diminuer le poids total de la plante, alors même que le poids sec augmente grâce à l'assimilation.

Croissance. — La croissance longitudinale de la tige, rapide à l'obscurité, se ralentit lors de l'exposition à la lumière et devient inférieure à celle des témoins.

Le *retard exagéré de croissance*, très prolongé dans les plantes possédant peu de réserves au moment du passage de l'obscurité à la lumière, est d'assez courte durée pour les plantes à réserves abondantes. Quand la plante ne perd de ce chef qu'une partie de l'avance de longueur acquise à l'obscurité, la tige adulte est plus longue qu'à l'état normal ; quand le retard compense et au-delà l'avance primitive, elle est plus courte.

Les feuilles, nées à l'obscurité et capables de croissance après le transport de la plante à la lumière, ainsi que les feuilles nées à la lumière peuvent devenir plus grandes qu'à l'état normal, quand les réserves ne font pas défaut. Leurs dimensions s'exagèrent davantage dans une atmosphère peu humide que dans un air saturé de vapeur d'eau. La largeur s'exagère davantage que la longueur.

Port des plantes du premier groupe. — Le nombre des entrenœuds et des feuilles de la tige principale est inférieur à la normale, surtout lorsque l'étiolement a duré longtemps. Les fleurs se sont formées plus tardivement que sur les plants témoins.

Les tiges des plants étiolés-reverdis sont tantôt plus longues, tantôt plus courtes que celles des témoins. Il y a un *optimum de longueur*, correspondant à une durée déterminée de l'étiolement initial, durée variable avec l'espèce considérée.

Les entrenœuds basilaires, aussi gros que ceux des témoins pour un faible étiolement, sont grêles et couchés sur le sol pour un long étiolement. Tandis que la base de la tige possède des entrenœuds longs et des feuilles petites, la région formée au moment du transport de la plante de l'obscurité à la lumière,

Digitized by Google

présente des entrenœuds courts et gros et de grandes feuilles ; la région supérieure prend le facies normal. Dans les tiges normales, la longueur des entrenœuds successifs varie régulièrement et passe par un maximum ; dans les tiges étiolées-reverdies, il y a deux maxima séparés par un minimum. Ce minimum peut être inférieur à la longueur normale des entrenœuds correspondants des témoins et les feuilles de cette région sont plus développées que les feuilles normales. Les plants étiolés-reverdis présentent souvent un aspect plus vigoureux que les plants témoins, grâce à leur tige plus haute et à leurs feuilles plus grandes.

Les plants témoins ne portent qu'exceptionnellement des rameaux, nés le plus souvent de la région moyenne de la tige et peu importants. A l'obscurité, des rameaux apparaissent dans la région basilaire et habituellement en ordre descendant (du haut vers le bas de la tige), dès que la croissance se ralentit. Après la mise à la lumière, ces rameaux s'accroissent comme la tige principale. La plante est alors rameuse, contrairement aux témoins, ce qui accentue son caractère de plus grande vigueur.

Après un long étiolement, le sommet de la tige végète mal à la lumière ou même se dessèche et périt, surtout dans une atmosphère peu humide. Il en est de même des rameaux étiolés apparus les premiers. Par contre, les rameaux moins étiolés, quoique restant couchés sur le sol, s'allongent en une pousse dressée, à entrenœuds courts et à feuilles grandes. En même temps apparaissent, sur la tige et les rameaux desséchés à l'extrémité, de nouveaux rameaux dressés et de diamètre plus grand que celui de l'axe qui les porte.

Port des plantes du second groupe. — Tous les plants de Ricin qui ont résisté au transport à la lumière, sont plus longs que les plants témoins, à la fin de l'expérience. Les plants étaient alors âgés de trois mois.

L'axe hypocotylé est aussi gros ou même plus gros qu'à l'état normal ; les cotylédons et les feuilles sont plus développés. Ces plants paraissent plus vigoureux que les témoins. Cependant après un mois d'étiolement, l'axe hypocotylé reste grêle, les cotylédons s'accroissent peu, les feuilles manifestent un grand retard dans leur développement. Le nombre des entrenœuds et des feuilles n'est inférieur à la normale que dans ce dernier lot.

Digitized by Google

Port des plantes du troisième groupe. — Les plants étiolés-reverdis sont généralement tous plus courts à l'état adulte que les plants témoins. Il y a moins d'entrenœuds et de feuilles qu'à l'état normal, et ces organes n'atteignent leur complet développement que longtemps après les organes correspondants des témoins.

L'axe hypocotylé est plus long et plus grêle qu'à l'état normal ; les autres entrenœuds ont sensiblement les dimensions habituelles. Après un étiolement prolongé, l'axe hypocotylé reste couché sur le sol et ne reverdit que très lentement, les cotylédons n'atteignent pas les dimensions normales. Souvent même, la plante périt par dessiccation de la base de l'axe hypocotylé, qui devient filiforme.

Ce groupe se relie au précédent par l'intermédiaire des *Perilla :* quand l'étiolement est peu accentué, la tige des plants reverdis est plus longue qu'à l'état normal, les cotylédons acquièrent bientôt des dimensions normales.

Le reverdissement dépend de la durée de l'étiolement de l'organe considéré. Dans les trois groupes de plantes, les organes longtemps étiolés reverdissent très lentement ou ne reverdissent pas, même lorsqu'il existe des réserves. Ceux qui ont subi une privation de lumière moins longue, reverdissent plus ou moins rapidement. Enfin les organes formés à la lumière produisent de la chlorophylle comme les organes normaux.

Structure de la tige. — Les entrenœuds basilaires ou l'axe hypocotylé, suivant le cas, conservent une structure différente de la structure normale. Les membranes sont plus minces qu'à l'état normal, les tissus de soutien corticaux moins différenciés ; la cutinisation et la lignification s'opèrent mal. Beaucoup de vaisseaux formés à l'obscurité, sont écrasés ou résorbés. Ces caractères de moindre différenciation ne se manifestent que dans les cellules développées à l'obscurité. L'assise génératrice libéroligneuse fonctionne plus lentement que dans les témoins, au moins durant un certain temps ; mais elle se différencie normalement. Il peut se produire dans l'écorce un écrasement et une destruction des cellules de la région moyenne, parfois il apparaît là une lacune. Le rapport du diamètre du cylindre central à l'épaisseur de l'écorce est inférieur à la normale, à cause du moindre développement des tissus libéro-

Digitized by Google

ligneux, souvent aussi à cause des faibles dimensions des cellules médullaires.

En ce qui concerne les dimensions des cellules, on remarque que les cellules sont allongées, mais généralement moins que ne le laissait prévoir la longueur des entrenœuds. Les cellules conservent quelque temps la faculté de se recloisonner transversalement après le retour aux conditions normales ; l'écorce la conserve généralement plus longtemps que la moelle.

La largeur des cellules est très variable. A l'obscurité, les cellules s'allongent, puis s'élargissent ; plus étroites que les cellules normales au début, elles peuvent être plus larges à la fin. Leur largeur dans les plants reverdis dépend donc d'abord du moment où la plante a été exposée à la lumière. L'étiolement diminue, puis supprime la capacité d'accroissement et de cloisonnement des cellules à la lumière. La formation des tissus secondaires gêne l'élargissement des cellules médullaires et détermine un aplatissement des cellules corticales. La combinaison de toutes ces causes rend des plus discordants les résultats constatés dans les diverses espèces de plantes et dans les divers lots d'une même espèce. Cependant d'une façon habituelle et sauf exception, dans les plants reverdis après un long étiolement, les cellules de la moelle sont plus étroites que dans les témoins. Lorsque l'écorce est différenciée en deux couches : une externe à cellules petites plus ou moins collenchymateuses et une interne à cellules plus grandes et parenchymateuses, les différences sont atténuées dans les plants reverdis, les cellules externes étant plus larges qu'à l'état normal et moins collenchymateuses. Il arrive aussi parfois que les cellules médullaires sont plus étroites que les cellules corticales, alors que l'inverse se produit dans les témoins.

La surface de la section transversale, dans les plants longtemps étiolés et reverdis, étant petite, le nombre des cellules y est bien inférieur au nombre normal. Mais le nombre des assises corticales est presque toujours le même. Les cellules sont, au contraire, plus nombreuses dans le sens longitudinal.

Quand l'étiolement initial est de peu de durée, la tige acquiert un degré de différenciation élevé, quoique inférieur à la différenciation normale. Cependant, en opposition avec les phénomènes de moindre différenciation qui viennent d'être signalés, les

Digitized by Google

cellules du péricycle paraissent être, dans les plants reverdis après un court étiolement, aussi nombreuses, ou même plus nombreuses que dans les témoins ; parfois leurs parois sont plus épaisses. C'est du moins ce que l'on observe dans plusieurs espèces. Il faut peut-être voir là un mode particulier de réaction de la plante étiolée, reprenant vigueur à la lumière.

Les entrenœuds développés à la lumière acquièrent une différenciation normale. Il y a là un contraste frappant avec l'état manifestement inférieur de la structure dans la région basilaire. Dans les entrenœuds courts, les cellules sont plus courtes qu'à l'état normal et l'écorce semble avoir une importance relative plus grande que dans les témoins.

Structure de la feuille. — Les feuilles étiolées qui s'accroissent peu à la lumière, prennent une structure assez différenciée, mais nettement inférieure à la structure normale : le reverdissement est lent ; les palissades sont souvent courtes.

Les grandes feuilles sont plus épaisses qu'à l'état normal ; les cellules sont généralement plus grandes, celles de l'épiderme supérieur, plus sinueuses. Les stomates sont à peu près en même nombre par unité de surface que dans les feuilles normales ; cependant, ils paraissent être habituellement moins nombreux que dans ces dernières à la face supérieure et plus nombreux à la face inférieure. Les cellules palissadiques sont souvent plus hautes, mais pas plus étroites. Le pétiole contient un plus grand nombre de vaisseaux qu'à l'état normal.

III. EXAMEN CRITIQUE DES FAITS

Différences spécifiques. — Comme on le voit par le résumé précédent, les plantes étiolées ne se comportent pas de même façon, quand on les place à la lumière, bien que toutes celles qui ont été soumises à l'expérience, manifestent à l'obscurité les mêmes caractères d'étiolement : entrenœuds allongés, feuilles petites.

Cela tient, en majeure partie, à l'abondance ou à la pénurie des matières de réserve. On sait que les plantes pourvues de réserves résistent plus longtemps que les autres à la privation de lumière. La présence de réserves, *au moment du transport de l'obscurité à la*

Digitized by Google

lumière, permet à la plante de résister au changement de conditions. Il se produit à ce moment une perturbation dans l'économie de la plante nous avons constaté notamment une perte d'eau, un retard de croissance, un reverdissement plus ou moins lent des régions étiolées. Les plants pauvres en matières de réserve au moment du changement de conditions, demeurent chétifs, quand ils ne périssent pas. Lorsque au contraire les réserves sont abondantes à ce moment, les plants s'adaptent rapidement aux conditions nouvelles et prennent un grand développement.

La position relative des réserves et de la région étiolée joue aussi un rôle. Il se produit, dans les plants longtemps étiolés, exposés à la lumière, particulièrement lorsque l'atmosphère est peu humide, une fanaison de la tige par dessiccation. Mais tandis que dans les cas de germination hypogée, c'est le sommet de la tige qui se fane, c'est au contraire la base qui subit la première l'effet de la dessiccation, quand la germination est épigée. La transpiration devient tellement active, à la suite de l'exposition à la lumière, que les racines ne fournissent pas la quantité d'eau nécessaire et qu'il se produit une évaporation partielle de l'eau de constitution. Il y a dessiccation par suite de la rupture d'équilibre entre la transpiration et l'absorption. La dessiccation atteint d'abord les régions dont la nutrition est le plus défectueuse, celles qui sont le plus éloignées des réserves. Dans la germination hypogée, la région basilaire de la tige livre simultanément passage à l'eau du sol et aux substances nutritives de réserves ; cette région persiste, tandis que le sommet de la tige se dessèche. Dans la germination épigée au contraire, la base de l'axe hypocotylé, étant située au dessous des réserves, ne nourrit imparfaitement et dépérit la première. L'insuffisance de la nutrition du sommet de la tige dans le premier cas, de la base dans le second, s'ajoutant à l'insuffisance d'apport d'eau venant des racines, semble donner la raison de la destruction de l'une ou de l'autre de ces régions.

Développement relatif des entrenœuds et des feuilles. — Les considérations précédentes permettent de rattacher les uns aux autres les divers cas que nous avons observés. Mais elles n'expliquent pas pourquoi une plante étiolée, pourvue de réserves, présente, au bout d'un certain temps d'exposition à la lumière, une apparence

Digitized by Google

de vigueur que n'ont pas les plantes normales : tige plus haute, souvent rameuse, feuilles plus grandes. Elles n'expliquent pas pourquoi la tige, formée à la base d'entrenœuds longs portant de petites feuilles, se continue par des entrenœuds courts à grandes feuilles, pour reprendre enfin, plus haut, le facies normal.

Pour nous rendre compte du phénomène, ils est nécessaire de passer en revue les causes qui influent sur le développement de la tige et de la feuille.

On admet généralement que l'épaississement et la lignification des membranes cellulaires mettent fin à l'accroissement en longueur de la tige à la lumière. A l'obscurité, l'épaississement et la lignification s'effectuant imparfaitement, la tige peut s'allonger démesurément. Cette opinion est nettement exprimée par Kraus (1): l'auteur avait établi précédemment (2) que la moelle est en avance sur les autres tissus et tend à les étirer, aussi considère-t-il la moelle comme l'argent actif de l'allongement.

Cette manière de voir est séduisante au premier abord. Le phénomène signalé par Kraus créé une tension longitudinale considérable dans les tiges vertes. Dans les tiges étiolées, la tension est presque nulle, la moelle n'ayant pas été entravée dans son élongation (Rauwenhoff) (3).

Il faut cependant écarter cette opinion. On ne saurait contester que les plantes étiolées sont capables de produire de la cellulose, puisque le nombre des cellules y est assez élevé, surtout dans le sens longitudinal, et que la surface des membranes cellulosiques y est considérable. Dans une cellule qui s'accroît beaucoup, la cellulose produite est employée à l'accroissement de la membrane en surface, aux dépens de l'accroissement de cette membrane en épaisseur. Le défaut d'épaississement semble être plutôt l'effet que la cause de l'allongement.

La lignification ne peut pas davantage être invoquée. J. von Sachs (4) a démontré que l'allongement des entrenœuds, dans les conditions normales, décroît le jour pour croître la nuit. Malgré

(1) Kraus : *Ueber die Ursachen der Formänderung etiolender Pflanzen* (Pringsheim's Iahrbücher, t. 7, 1869).

(2) Kraus : Bot. Zeitung, t. 7, 1867.

(3) Rauwenhoff : Ann. des Sc. nat., Bot. 6e série, t. 5, 1877.

(4) J. v. Sachs : *Längenwachsthum der Internodien* (Arb. des bot. Instituts in Würzburg, t. I, 1872).

Digitized by Google

la lignification produite durant le jour, la croissance devient plus rapide dans la nuit suivante et le phénomène se reproduit périodiquement tant que dure la croissance. Dans mes expériences, les entrenœuds qui se forment dès la mise à la lumière sur les plants étiolés, sont plus courts que ceux qui apparaissent plus tard, bien qu'à ce moment la lignification générale de la plante soit beaucoup moins grande que plus tard et bien que les entrenœuds courts ne soient pas plus lignifiés que les autres. La lignification ne peut donner la raison du ralentissement de la croissance à la lumière. Bien que l'épaississement et la lignification des membranes aient une influence incontestable sur l'accroissement des cellules, la rapidité de la croissance de la tige est indépendante de ce phénomène.

L'opinion que je viens de combattre, a néanmoins paru suffisante à beaucoup d'observateurs pour expliquer la croissance de la tige; leur attention s'est presque exclusivement portée sur la feuille. La croissance de la feuille passe périodiquement par les mêmes phases que celle de la tige (Prantl, 1). Cette constatation, loin de jeter un jour sur la question, fait paraître plus surprenant l'arrêt de développement des feuilles sur des tiges qui s'allongent outre mesure. Les opinions des auteurs sont résumées dans le mémoire de M. Rauwenhoff (2) et dans un travail plus récent de M. Teodoresco paru dans cette Revue générale de Botanique (3). Je me bornerai à rappeler celles qui sont aujourd'hui en présence.

1° Le développement de la feuille est lié á son assimilation propre (Krauss, 4; Vöchting, 5).

2° La lumière a une action directe et locale (Frank, 6).

3° La transpiration a un rôle prépondérant (Kohl, 7; Palladine, 8).

(1) Prantl : *Ueber den Einfluss des Lichts auf das Wachstum der Blatter* (Arb. des bot. Inst. in Würtzburg, I, 1873).

(2) Rauwenhoff : *loco cit.*, p. 307.

(3) Teodoresco : Rev gén. de Bot., t. 11, 1899, p. 369.

(4) Kraus : *loco cit.*, 1869.

(5) Vöchting : *Ueber die Abhangigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthatigkeit* (Bot Zeitung. 1891).

(6) Frank : Lehrbuch der Botanik, t. 1, 1892, p. 395.

(7) Kohl : *Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe* (Marburg, 1866).

(8) Palladine : *Transpiration als Ursache der Formänderung etiolirter Pflanzen* (Ber. der deutschen bot. Gesellschaft, t. 8, 1890).

Digitized by Google

Ces opinions s'appuient sur des faits d'observation et d'expérience ; mais toutes paraissent contredites par d'autres faits. Il est probable qu'elles renferment chacune une part de vérité. L'action de la lumière est complexe et ce facteur n'intervient pas seul.

Il est établi que les entrenœuds s'allongent à l'obscurité, bien que la nutrition soit faible, que les feuilles restent petites, bien que la nourriture soit abondante (Sachs, Kraus, Bataline, *loco cit.*), que dans l'air privé d'acide carbonique, les tiges et les feuilles éclairées prennent un port normal, tant que dure la provision de réserves (Vöchting, 1 ; Jost, 2).

La dernière opinion nous intéresse plus particulièrement. La plupart des faits sur lesquels elle est fondée, ne sont pas exposés dans les deux mémoires auxquels j'ai renvoyé le lecteur. Résumons-les brièvement.

La longueur des entrenœuds, la grandeur des feuilles, la structure dépendent de la quantité d'eau transpirée (Kohl, *loco cit.*). En ce qui concerne la tige, on sait que la moelle s'allonge par simple absorption d'eau (Sorauer — 3). La tige s'allonge davantage dans l'air humide que dans l'air sec (Kohl, Sorauer). Elle est habituellement plus longue sur un sol sec que sur un sol humide (Gain — 4). M. Stapf (5) fait germer des tubercules de *Solanum* dans des milieux divers : à la lumière diffuse, à l'obscurité, sous l'eau, dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, et trouve que l'allongement est maximum, quand la transpiration se fait le plus difficilement et à l'obscurité. Dans l'air humide, se produisent les particularités de structure des tiges étiolées (Kohl, Stapf, Vesque et Viot).

En ce qui concerne la feuille, il résulte des expériences de M. Dufour (6) que les feuilles sont plus larges sur les plantes exposées au soleil que sur les plantes cultivées à l'ombre. Il y a, à ce

(1) Vöchting : Bot. Zeit. 1891 et Iahrb. 1893.

(2) Jost : Ber. d. d. bot. Ges., 1894.

(3) Sorauer : *Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit* (Bot. Zeitung, t. 36, 1878).

(4) Gain : *Recherches sur le rôle physiologique de l'eau dans la végétation* (Ann. des Sc. nat., Bot., 7e série, t. 20, 1895). — *Action de l'eau du sol sur la végétation* (Rev. gén. de Bot., t. 7, 1895).

(5) Stapf : Verhandlungen der k. k. zool. bot. Gesellschaft in Wien, 1878.

(6) Dufour : *Influence de la lumiere sur la forme et la structure des feuilles* (Ann. des Sc. nat., Bot., 7e série. t. 5, 1887).

Digitized by Google

point de vue, un optimum se produisant à un éclairement généralement inférieur à l'insolation directe. Ces résultats paraissent en contradiction avec les faits d'observation journalière. On sait que les variétés ombrophiles ont des feuilles plus grandes que les espèces-types. Stahl (1) indique le fait comme général, jusqu'à une certaine limite d'éclairement au dessous de laquelle se manifestent les phénomènes d'étiolement. Cette contradiction apparente provient en partie des différences de transpiration : la surface des feuilles est plus grande, quand la transpiration est faible (Kohl, Sorauer, *loco cit.*). Cependant, en sol sec, la surface foliaire est tantôt plus grande, tantôt plus petite qu'en sol humide ; il y a un optimum d'humidité favorable au développement de la feuille (Gain, *loco cit.*). On trouvera de nombreuses remarques sur la relation qui existe entre le développement et la structure des feuilles et les conditions du milieu dans le traité de M. Warming (2).

En somme, la plupart des caractères des plantes étiolées se retrouvent dans les plantes cultivées dans des conditions de faible transpiration. Or la transpiration est plus faible à l'obscurité qu'à la lumière (Baranetzky, 3 ; Wiesner, 4 ; Bonnier et Mangin, 5 ; Henslow, 6), même pour des organes également verts ou également incolores ; la différence entre la transpiration à l'obscurité des plantes étiolées et la transpiration à la lumière des plantes vertes est accentuée par la présence de la chlorophylle chez ces dernières. On est donc porté à attribuer les phénomènes d'étiolement à la transpiration.

M. Palladine (7) a précisé le mode d'action de la transpiration.

(1) Stahl : *Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standhortes auf die Ausbildung der Laubblätter* (Ienaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, t. 16, 1883).

(2) Warming : Lehrbuch der ökologische Pflanzengeographie (traduction allemande de 1896).

(3) Baranetzky : *Ueber den Einfluss einiger Bedingungen auf die Transpiration der Pflanzen* (Bot Zeitung, 1872).

(4) Wiesner : *Recherches sur l'influence de la lumière et de la chaleur rayonnante sur la transpiration des plantes* (Ann. des Sc. nat.. Bot., 6e série, t. 4, 1877).

(5) Bonnier et Mangin : *Recherches sur la respiration et la transpiration des champignons* (Ann. des Sc. nat., Bot., 6e série, t. 17, 1884).

(6) Henslow : Journ. of Linn. Soc., London, t. 24, 1888.

(7) Palladine : *loco cit.*

Digitized by Google

Pour la Fève, par ex., la feuille, dans les conditions normales, devient verte à sa sortie du bourgeon ; par suite, la transpiration de cet organe est considérable. La feuille attire l'eau aux dépens de la tige qui tend à se dessécher et s'allonge peu : les entrenœuds sont courts et les feuilles grandes. A l'obscurité, la feuille, ne verdissant pas, transpire peu ; elle transpire moins que l'entrenœud immédiatement inférieur, qui a déjà acquis une certaine longueur au moment où la feuille sort du bourgeon. Dès lors, c'est la feuille qui manque d'eau et qui croît peu, tandis que l'entrenœud s'allonge. En entourant la tige d'un anneau de caoutchouc, de façon à gêner la transpiration, on obtient le développement de la feuille à l'obscurité. Dans le Blé, la tige est enveloppée par la feuille qui forme gaîne autour d'elle ; la tige ne peut donc priver la feuille d'eau; la feuille acquiert à l'obscurité une surface plus grande à cause de sa faible transpiration. M. Palladine a vérifié que les petites feuilles étiolées contiennent une proportion d'eau moindre que les feuilles vertes, fait déjà signalé par Karsten (1) et Godlewski (2), et que, par contre, les feuilles qui s'allongent à l'obscurité, renferment une plus forte proportion d'eau que les feuilles vertes.

Comme on le voit, les faits d'étiolement se trouvent expliqués par la considération des surfaces de transpiration de la tige et de la feuille et par la présence ou l'absence de la chlorophylle.

Le problème semble résolu. Cependant, M. Wiesner (3) a montré que l'étiolement n'est pas un simple phénomène de transpiration. En cultivant des plantes à rosette de feuilles comparativement à la lumière et à l'obscurité, dans un air sec et dans un air humide, l'auteur constate que, si certaines espèces dissocient la rosette, par allongement des entrenœuds, à la fois dans l'air humide et à l'obscurité, si d'autres ne se modifient ni dans un cas ni dans l'autre, il est des plantes qui dissocient leur rosette foliaire dans l'air humide et non à l'obscurité (*Capsella Bursa-pastoris*) ou encore qui la dissocient à l'obscurité et non dans l'air humide

(1) Karsten : Landw. Versuchstationen, t. 13, 1871.

(2) Godlewski : *Zur Kentniss der Ursachen der Formänderung etiolirter Pflanzen* (Bot. Zeitung, 1879).

(3) Wiesner : *Formänderung von Pflanzen bei Cultur im absolut feuchter Raume und in Dunckeln* (Ber. der deutschen bot. Gesellschaft, t. 9, 1891).

Digitized by Google

(*Taraxacum officinale*). L'étiolement est, pour M. Wiesner, le résultat d'un grand nombre de causes combinées, ce qui est aussi l'avis de M. Palladine. Mais d'après M. Wiesner, c'est probablement par simple coïncidence mécanique que les modifications subies par les plantes, quand la respiration est ralentie, se trouvent souvent analogues aux phénomènes d'étiolement.

Quoi qu'il en soit, les changements de forme, manifestés par les plantes étiolées-reverdies, me paraissent confirmer l'opinion de M. Palladine. Mais il faut tenir compte non seulement de la transpiration relative de la feuille et de la tige, mais aussi de l'apport d'eau. Nous avons vu que les premières feuilles formées à la lumière deviennent plus grandes que les feuilles normales. M. Gain (*loco cit.*) a établi que les feuilles, même jeunes, restent petites dans de bonnes conditions d'humidité, lorsqu'elles ont subi un commencement de dessiccation, lors même que la dessiccation n'a pas dépassé la fanaison. On peut en conclure que les grandes feuilles des plants étiolés-reverdis n'ont pas éprouvé de dessiccation, contrairement à ce qui s'est produit dans la tige. D'autre part, les dimensions des feuilles sur les plants reverdis s'exagèrent surtout dans une atmosphère peu humide. Il n'est donc pas nécessaire que la transpiration soit faible, pour que la surface des feuilles soit grande. En réalité, la feuille peut croître beaucoup, même lorsque la transpiration est considérable, pourvu qu'elle reçoive la quantité d'eau nécessaire pour réaliser la turgescence nécessaire à la croissance.

Dans les plants étiolés exposés à la lumière, l'activité de la transpiration devient grande et croît à mesure que la chlorophylle se forme, comme le prouve la perte d'eau subie par la plante. Les feuilles qui poussent à ce moment, reverdissent et transpirent beaucoup ; elles aspirent l'eau absorbée par les racines et l'eau de constitution des entrenœuds étiolés et acquièrent de grandes dimensions. La tige tend à manquer d'eau, puisque nous la voyons, dans le cas extrême, se dessécher et périr, au moins partiellement ; les entrenœuds nouvellement formés restent donc courts.

Les feuilles formées plus tard acquièrent des dimensions normales, parce qu'à ce moment, l'équilibre s'étant rétabli, la transpiration et l'apport d'eau s'effectuent sans doute normalement ; nous avons du moins constaté que la proportion d'eau contenue dans les plantes reverdies devenait comparable à la proportion

Digitized by Google

normale. Lorsque cette proportion descend au-dessous de la normale, les feuilles se développent peu.

Croissance et différenciation à la lumière des organes étiolés. — Nous venons de voir que la tige perd, à la suite du transport à la lumière, une partie de son eau de constitution. Le retard exagéré de la croissance, lors de l'exposition à la lumière, est dû, partie à la perturbation causée par ce commencement de dessiccation dans les entrenœuds étiolés, partie à la formation d'entrenœuds courts. Ces deux phénomènes sont le résultat des modifications survenues dans la transpiration. Lorsque la croissance des entrenœuds est assez lente pour que la différence d'intensité de croissance entre les entrenœuds normaux et les entrenœuds qui se forment à la lumière sur les plants étiolés, soit à peine sensible, le retard de croissance est peu marqué. C'est ce que l'on observe notamment dans le Ricin.

Les lacunes corticales, formées par destruction de cellules, sont le résultat d'un écrasement et d'un étirement des cellules. Ce phénomène semble dépendre d'une double cause. Lors de l'exposition à la lumière, la proportion d'eau contenue dans la tige diminue peu à peu ; la tige se dessèche progressivement et son diamètre tend à se réduire. D'autre part le cylindre central se dilate à cause du fonctionnement de l'assise génératrice libéroligneuse. Il en résulte une compression de l'écorce interne. Cette région, dont les cellules ont des parois minces, se trouve comprise entre le cylindre central d'une part et d'autre part l'épiderme et l'écorce externe dont les membranes sont suffisamment épaissies pour résister à la tension croissante. C'est dans l'écorce interne que doit donc se produire la destruction des cellules et particulièrement dans sa région périphérique plus éloignée de l'axe de la tige, l'étirement tangentiel étant là plus considérable. C'est là en effet que les cellules sont écrasées et que les cloisons se déchirent. La lenteur du cloisonnement des cellules épidermiques et corticales entre pour une part dans ce phénomène d'écrasement.

Les organes formés à la lumière sur les plants reverdis se différencient normalement. Par contre dans les entrenœuds basilaires formés à l'obscurité par ces mêmes plants, l'épaississement, la lignification et la cutinisation des membranes s'effectuent mal à

Digitized by Google

la lumière ; l'assise génératrice libéroligneuse fonctionne moins activement qu'à l'état normal, au moins durant un certain temps.

L'activité de cloisonnement et de différenciation, après le retour aux conditions normales, est donc moindre dans les entrenœuds étiolés que dans les entrenœuds correspondants des témoins et que dans les entrenœuds formés à la lumière sur la même plante étiolée. Mais il ne faut pas oublier qu'il s'y produit une perturbation due à la rupture d'équilibre entre la transpiration et l'absorption d'eau.

Voyons ce qui se passe pour les feuilles. Dans le Ricin, les cotylédons, même après un étiolement de vingt-cinq jours, peuvent à la lumière devenir grands, plus grands même qu'à l'état normal à cause des phénomènes de transpiration exposés plus haut. Dans d'autres espèces, les feuilles nées à l'obscurité se développent beaucoup, alors même que la plante a été longtemps privée de lumière, alors même que l'extrémité de la tige se fane.

Remarquons que ce qui influe sur le développement et la différenciation des organes à la lumière, ce n'est pas la durée de l'étiolement de la plante, mais la durée de l'étiolement de l'organe considéré. Le développement de la feuille dépend de l'âge de la feuille au moment où cesse la privation de lumière bien plus que de l'âge de la tige-mère.

On considère généralement les phénomènes d'étiolement comme des phénomènes pathologiques déterminés par la privation de la lumière et s'accentuant avec la durée de cette privation. Bien qu'il soit difficile de préciser ce qu'il faut entendre par phénomène pathologique, il résulte des faits exposés ci-dessus que le défaut de lumière ne produit pas, dans les feuilles et probablement aussi dans les tiges, d'effet pathologique capable d'empêcher ces organes de se développer après le retour aux conditions favorables. Un tel état pathologique ne se manifeste, semble-t-il, à l'obscurité qu'au moment où la nutrition devient défectueuse, soit par défaut de réserves, soit pour toute autre cause.

Dans le *Solanum*, par exemple, la tige principale, démesurément allongée, ralentit, à l'obscurité, sa croissance, non par défaut de réserves, puisqu'à ce moment se développent des rameaux qui deviennent longs, mais probablement parce que les substances nutritives n'arrivent que difficilement au sommet. Le même phé-

Digitized by Google

nomène se reproduit sur les rameaux très allongés. Si l'on expose à la lumière une telle plante, l'extrémité de la tige et celle des longs rameaux, déjà atteintes dans leur vitalité, se flétrissent, tandis que l'extrémité des rameaux moins longs se développe en une grosse pousse feuillée. C'est précisément la région qui est la première atteinte par l'état pathologique, le sommet, qui se développe vigoureusement, lorsque l'étiolement n'a pas été assez prolongé pour que cet état pathologique se produise. Le sommet est cependant encore capable de développement après un étiolement de vingt-cinq jours, et même d'une durée plus longue en air saturé de vapeur d'eau. La base étiolée des rameaux vigoureusement développés ne se différencie pas sensiblement plus que la base plus longtemps étiolée des rameaux desséchés à l'extrémité. Ces phénomènes peuvent être expliqués par la considération de la *capacité de croissance*.

Il existe pour chaque organe (entrenœud ou feuille) un espace de temps limité durant lequel s'effectue la croissance : si la croissance est lente, l'organe reste petit ; si elle est rapide, l'organe devient grand. Au delà de cette limite de temps, la croissance n'est plus possible. Il y a aussi une capacité de différenciation d'une durée limitée et plus ou moins en relation avec la capacité de croissance.

Les entrenœuds et les feuilles qui ont épuisé à l'obscurité leur faculté de croissance, ne s'accroissent pas après le retour aux conditions normales : les entrenœuds ne s'allongent plus, les feuilles restent petites. Ceux qui n'avaient pas épuisé cette capacité au moment du transport à la lumière, continuent à grandir (les entrenœuds, plus lentement, les feuilles, plus rapidement, probablement à cause du phénomène de la transpiration). Les feuilles qui ne disposent que d'une faible durée de capacité de croissance, n'atteignent pas les dimensions et la différenciation normales. Lorsque, au contraire, cette durée est grande, la feuille atteint et dépasse, à cause de la transpiration, les dimensions normales ; elle acquiert une haute différenciation.

Pour les entrenœuds étiolés, le phénomène se complique de la dessiccation qu'ils éprouvent lors de l'exposition à la lumière. C'est cette dernière cause, et non la privation de lumière, qui paraît retarder ou empêcher leur différenciation ultérieure.

Digitized by Google

Il faut conclure de ces faits que le défaut de développement et de différenciation de la plupart des organes étiolés, après le retour aux conditions favorables, n'est pas dû nécessairement à un état pathologique déterminé par la privation de lumière. Cela provient surtout de l'épuisement de la capacité de croissance, au moment où les conditions deviennent favorables, c'est-à-dire, aussitôt après l'exposition à la lumière pour les feuilles, après la période de transition pour les entrenœuds.

A l'obscurité, fait encore mal expliqué, les tissus se différencient peu. Les feuilles se sont développées à l'obscurité dans des conditions qui ne permettent pas leur croissance; lorsque les conditions deviennent favorables, leur capacité de croissance n'est pas assez longue, *en général,* pour qu'elles puissent acquérir les dimensions et la structure normales. Mais les cotylédons et les feuilles étiolés, qui sont capables de croître après le transport de la plante à la lumière, peuvent avoir finalement une structure hautement différenciée et des dimensions égales ou supérieures à la normale. Les entrenœuds se sont accrus à l'obscurité dans des conditions ne permettant pas leur différenciation; lorsque cette différenciation devient possible, leur capacité de croissance et de différenciation est généralement épuisée et, en outre, les cellules éprouvent une dessiccation relative. Mais ceux qui ont conservé, après la période de transition, une partie de leur capacité de croissance, peuvent acquérir une structure presque aussi différenciée qu'à l'état normal.

En résumé :

Les plantes étiolées sont capables d'acquérir, après le retour aux conditions normales d'éclairement, un puissant développement, lorsqu'elles possèdent une provision suffisante de matières nutritives de réserve au moment du passage de l'obscurité à la lumière.

Les organes, étiolés par le séjour à l'obscurité, sont capables de croissance et de différenciation, après le transport de la plante à la lumière, à la condition que la durée de leur capacité de croissance ne soit pas écoulée au moment du changement de conditions.

C'est ainsi que le développement et la différenciation qu'acquièrent à la lumière les feuilles nées à l'obscurité, dépend en majeure partie du moment de la période de leur croissance propre où est survenu le passage de l'obscurité à la lumière.

Digitized by Google

On peut en dire autant des entrenœuds étiolés. Mais ces organes n'atteignent pas en général à la lumière la différenciation normale, même lorsque leur capacité de croissance n'est pas épuisée au moment du transport de la plante à la lumière. Cela paraît dû surtout à une perturbation causée par la perte d'eau qu'ils éprouvent à ce moment par suite de la rupture d'équilibre entre la transpiration et l'absorption d'eau par les racines.

L'organisation acquise par la plante à l'obscurité n'a qu'un assez faible retentissement sur les organes formés plus tard à la lumière. La région qui se développe aussitôt après l'exposition à la lumière, se fait remarquer par ses entrenœuds gros et courts et ses feuilles plus grandes qu'à l'état normal, surtout dans une atmosphère peu humide, ce qui paraît être le résultat de l'activité de la transpiration à ce moment et de l'intensité du phénomène dans les feuilles, qui attirent l'eau aux dépens des entrenœuds.

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche 4. — *Solanum tuberosum.* — Plants âgés de 71 jours.

Fig. 1. Plant témoin, cultivé à la lumière, du 18 mai au 28 juillet; fig. 2. Plant reverdi, cultivé à l'obscurité durant 25 jours, puis à la lumière; fig. 3. Plant reverdi, cultivé à l'obscurité durant 34 jours, puis à la lumière; R1, R2, rameaux de premier ordre.

Planche 5. — *Eroum Lens.* — Plants âgés de 32 jours.

Fig. 1. Plant témoin, cultivé à la lumière, du 2 mai au 3 juin; fig. 2. Plant reverdi, cultivé à l'obscurité durant 5 jours, puis à la lumière; fig. 3. Plant reverdi, cultivé à l'obscurité durant 8 jours, puis à la lumière; fig. 4. Plant reverdi, cultivé à l'obscurité durant 13 jours, puis à la lumière; fig. 5. Plant cultivé à l'obscurité complète.

Planche 6. — *Ricinus communis* (fig. 1 à 3) âgés de 60 jours. — *Perilla nankinensis* (fig. 4 à 6) âgés de 70 jours.

Fig. 1. *Ricinus.* Plant témoin, cultivé à la lumière, du 7 mai au 6 juillet; fig. 2. Id. Plant reverdi, cultivé à l'obscurité durant 14 jours, puis à la lumière; fig. 3. Id. Plant reverdi, cultivé à l'obscurité durant 30 jours, puis à la lumière; fig. 4. *Perilla.* Plant témoin, cultivé à la lumière, du 19 mai au 28 juillet; fig. 5. Id. Plant reverdi, cultivé à l'obscurité durant 9 jours, puis à la lumière; fig 6. Id. Plant reverdi, cultivé à l'obscurité durant 18 jours, puis à la lumière.

Lettres communes : L, échantillon cultivé à la lumière; *OL,* échantillon cultivé à l'obscurité, puis à la lumière; *O,* échantillon cultivé à l'obscurité; *T,* sommet de la tige principale; *R,* rameau; *C,* cotylédon.

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE PHYSIOLOGIE ET DE CHIMIE

VÉGÉTALES

PARUS DE 1893 à 1900 (*Suite*)

Leclerc du Sablon (1) a étudié, en effet, la formation des graines grasses du Ricin et de la Soja. Dans le Ricin, au point de vue de la teneur en huile, les graines traversent la même phase pendant leur formation que pendant leur germination, mais en sens inverse; même observation pour la proportion des sucres. Il est probable « que les réactions qui aboutissent à la synthèse de l'huile dans la jeune graine sont les réactions inverses de celles qui ont pour résultat la digestion de cette même huile pendant la germination ». L'auteur fait judicieusement observer qu'il est très plausible que l'étude de la respiration des graines oléagineuses en voie de formation pourrait, dans une certaine mesure, fournir une vérification aux résultats précédents. En effet, pendant la germination, alors que les huiles sont transformées en hydrates de carbone, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est beaucoup plus petit que 1 ; il y a donc fixation d'oxygène; pendant la période de formation de la graine, au contraire, alors que les hydrates de carbone sont transformés en huile, il semble qu'il devrait y avoir dégagement d'oxygène ; le rapport $\frac{CO^2}{O}$ devrait être plus grand que 1.

C'est précisément ce qu'a vérifié Gerber (2) chez les olives. Le quotient respiratoire des olives est bien inférieur à l'unité pendant le jeune âge, c'est-à-dire pendant la période où de Luca a constaté l'existence d'une forte proportion de mannite et celle d'une très faible quantité de corps gras. Le coefficient respiratoire devient supérieur à l'unité quand les olives, tout en restant vertes encore, sont beaucoup plus grosses, quand elles deviennent rouge violacé, c'est-à-dire pendant la période où de Luca a constaté la diminution de la mannite et l'augmentation des corps gras. Puis le coefficient respiratoire diminue peu à

(1) Leclerc du Sablon : *Recherches sur la germination des graines oléagineuses.* (Revue générale de Botanique, t. VII, pp. 145, 205, 258. 1895).

(2) Gerber : C. R. CXXV. 658, 752.

Digitized by Google

peu, devient inférieur à l'unité et la mannite a totalement disparu. Comme d'une part ces fruits ne contiennent aucun des acides citrique, tartrique, malique, lesquels déterminent un coefficient respiratoire supérieur à l'unité et que l'auteur nomme *quotient d'acides* et que d'autre part ils ne produisent pas d'alcool, production déterminant un coefficient respiratoire supérieur à l'unité et que l'auteur nomme *quotient de fermentation*, on est bien obligé d'admettre quelque relation entre ce quotient supérieur à l'unité et la destruction de la mannite.

Or, si la mannite était simplement oxydée, le quotient serait inférieur à l'unité

$$C^6 H^{14} O^6 + 13 O = 6 CO^2 + 7 H^2 O$$

$$\frac{CO^2}{O} = 0{,}92$$

Au contraire, si la mannite, comme aussi les hydrates de carbone, se transforme en corps gras, cette transformation ne peut se produire qu'avec un quotient supérieur à l'unité. En effet, la formule de la mannite diffère de celle des principes constituants de l'huile d'olive par de l'hydrogène et par de l'oxygène en excès. Si avec Armand Gautier, on admet la transformation de la mannite en huile, uniquement par départ de ces deux éléments à l'état d'eau et d'acide carbonique, on a l'équation suivante qui prouve que l'atmosphère s'enrichira en acide carbonique.

$$11 \underbrace{C^6 H^{14} O^6}_{\text{mannite}} = \underbrace{C^{51} H^{94} O^6}_{\text{margaro-oléine}} + 30 H^2 O + 15 CO^2$$

D'autre part, si l'on ajoute à cet acide carbonique dégagé, celui qui provient de la respiration normale, on comprend l'existence d'un quotient respiratoire supérieur à l'unité et que l'expérience met en évidence.

Comme pour les olives, le quotient respiratoire des graines du Ricin est inférieur à l'unité pendant le jeune âge, tant que leur consistance est molle ou demi-molle. Pendant ce temps, la proportion de sucres est très grande et celle de l'huile nulle ou faible. Le quotient respiratoire devient supérieur à l'unité quand les graines ont acquis une consistance assez ferme; la proportion de matières sucrées diminue alors, tandis que celle des matières grasses augmente. Puis le coefficient respiratoire redevient inférieur à l'unité quand les graines sont complètement dures alors qu'il n'existe que des traces de matières sucrées et que la quantité d'huile atteint son maximum.

Donc ce quotient respiratoire, que l'on nomme *quotient gras*, indique la formation, dans les fruits et les graines, de corps gras aux dépens de matières sucrées et confirme l'hypothèse de Müntz et Leclerc du Sablon.

La signification physiologique de la *lécithine* a été l'objet d'un

Digitized by Google

certain nombre de recherches dans ces derniers temps. Rappelons d'abord en quoi consiste ce corps.

On sait que la glycérine $C^3H^5(OH)^3$ forme avec l'acide phosphorique $PO\begin{cases}OH\\OH\\OH\end{cases}$ l'acide glycérophosphorique qui est un acide-alcool,

$PO\begin{cases}OH\\O\\OH-C^3H^5\begin{cases}OH\\OH.\end{cases}\end{cases}$ Comme alcool, ce corps donne avec l'acide stéarique un éther distéarinophosphorique qui est acide bibasique.

$$PO\begin{cases}OH\\OH\\O-C^3H^5\begin{cases}C^{18}H^{35}O^2\\C^{18}H^{35}O^2\end{cases}\end{cases}$$

Ce composé peut engendrer avec la choline $Az\begin{cases}(CH^3)^3\\CH^2-CH^2OH,\\OH\end{cases}$ alcool-amine dérivé du glycol et de la triméthylamine, un éther appelé lécithine dont la choline joue le rôle d'alcool. Ce corps répond à la formule de constitution suivante :

$$PO\begin{cases}OH\\O-C^3H^5<\begin{matrix}C^{18}H^{35}O^2\\C^{18}H^{35}O^2\end{matrix}\\O-CH^2-CH^2\\(CH^3)^3\\OH\end{cases}Az$$

Dans cette formule le radical stéarique $C^{18}H^{35}O^2$ peut être remplacé par des radicaux empruntés à d'autres acides gras ou à ceux de la famille oélique.

Les lécithines sont donc une sorte de glycérophosphostéarates (ou margarates, ou oléates, etc.) de choline ; elles peuvent se détripler en acide glycérophosphorique, acides gras et choline ou névrine, celle-ci étant un dérivé de la choline par perte d'eau, $Az\begin{cases}(CH^3)^3\\CH-CH^2.\\OH\end{cases}$

Schulze et Franckfurt (1) ont ont indiqué un procédé qui permet de doser cette substance chez les plantes.

On épuise la matière à étudier par de l'éther, puis par de l'alcool, après pulvérisation. Les deux extraits sont réunis puis évaporés à siccité. On ajoute au résidu de la soude et du nitrate de potasse, puis on calcine. On dose l'acide phosphorique. Le poids de pyrophosphate de magnésie multiplié par 7, 27 donne le poids de lécithine renfermé dans la prise d'essai.

(1) Schulze et Frankfurt : Land. Vers. Stat. 43, N°s 3 et 4, p. 307.

Digitized by Google

Les auteurs ont effectué des dosages sur un grand nombre de plantes et ils ont observé que les graines des Légumineuses sont plus riches en lécithine que celles des céréales et des plantes oléagineuses.

Stoklasa (1) s'est surtout occupé du rôle de ce composé chez les végétaux. Pour lui, le phosphore agit dans l'organisme principalement sous forme de lécithine. Dans la graine, la lécithine est localisée dans l'embryon, l'albumen n'en contient jamais qu'une faible quantité. Chez les plantes vivaces on en trouve beaucoup dans la racine. C'est la lécithine qui sert à la formation de la chlorophylle sous l'influence des rayons solaires. Pendant que la plante se développe, le phosphore absorbé à l'état de phosphate entre dans des combinaisons organiques et forme de la lécithine et de la nucléine. La lécithine a son siège de production dans les feuilles et ces dernières contiennent les 2/5 de leur acide phosphorique sous cette forme. La lécithine serait un produit du fonctionnement de la feuille sous l'influence de la lumière au même titre que l'amidon.

Selon Stoklasa, la chlorophylle est de la lécithine dans laquelle les acides gras sont remplacés par de l'acide chlorophyllanique. La chlorophylle est donc de la chlorolécithine, elle contient 3,37 p. 100 de phosphore. On comprend alors le rôle du phosphore dans le verdissement des plantes.

D'autre part la lécithine joue un rôle important dans la fécondation. En effet, au moment de la floraison, la lécithine se transporte des feuilles dans la fleur; elle s'accumule dans la corolle qui devient alors un organe de réserve de lécithine, puis elle émigre dans les étamines; là elle se localise surtout dans le grain de pollen qui en renferme jusqu'à 8 p. 100.

Après la fécondation, la lécithine se localise dans l'embryon, une partie au moins, car le reste sert à la formation d'autres matières organiques phosphorées.

De nombreux travaux ont été effectués sur les *hydrates de carbone* ; nous donnerons ici ce qui a trait au côté chimique, nous réservant de revenir plus loin sur cette question au sujet de l'assimilation chlorophyllienne.

Istrati et Œttinger (2) ont montré que la proportion de *sucre inversible* contenue dans la tige du Maïs augmente de beaucoup quand on fait végéter la plante après avoir sectionné l'épi ; quelques variétés font cependant exception à cette règle.

Schulze et Frankfurt (3) ont trouvé du *saccharose* dans un grand nombre de graines (Blé, Seigle, Avoine, Sarrasin, Chanvre, Soleil, Pois, Soja, Café, etc., etc.), mais ils n'en ont pas rencontré dans celles du

(1) Stoklasa : Ann. agron., t. 23, p. 79, 1897.
(2) C.-R., CXXVIII, 1115.
(3) *Ber. d. deut. chem. Gesell.*, 1894, 625.

Digitized by Google

Lupin jaune. Les graines précédentes renferment assez souvent, en outre, du *raffinose* ; ce corps existe aussi dans l'embryon du grain de Blé.

Bourquelot (1) a montré que les deux sucres obtenus en traitant l'albumen de la graine du Caroubier (*Ceratonia siliqua*) sont du *galactose* et du *mannose*, et non un sucre nouveau, le *caroubinose*, comme le croyait Effront (2). Les hydrates de carbone qui représentent, d'après cet auteur, les 4/5 environ de la graine du Caroubier sont constitués par un mélange d'anhydrides du mannose (*mannane*) et d'anhydrides du galactose (*galactane*) à des états moléculaires plus ou moins condensés. Une grande partie de la mannane et la totalité de la galactane sont à l'état d'*hémicellulose* (hydrolysable par l'acide sulfurique étendu) ; le reste de la mannane étant à l'état de *manno-cellulose*. Peut-être même entre-t-il dans leur composition une petite proportion de *dextro-cellulose* constituant, par exemple, la trame cellulaire.

Ritthausen (3) a retiré du Lupin jaune un beau corps cristallisé $C^2 H^{18} O^7$ qu'il nomme *galactite*. Ce corps est sans saveur marquée, ne dévie pas le plan de polarisation de la lumière, ne réduit pas la liqueur de Fehling ; hydrolysé par l'acide sulfurique il donne 50 p. 100 de galactose.

Les sucres qu'on rencontre chez les végétaux peuvent parfois être des produits excrétés par la plante ou sécrétés par des animaux, Aphidiens et Cochenilles. Il y a donc bien lieu de considérer chez les plantes la *miellée* d'origine animale et celle d'origine végétale. La composition chimique de ces miellées varie beaucoup ; elle est la suivante pour celle des Pucerons sur le Tilleul (d'après Boussingault) :

Sucres non réducteurs .	48,56	(mélézitose, selon Maquenne)
Sucres réducteurs. . .	28,59	
Dextrine.	22,55	

Les miellées végétales contiennent du sucre de canne, du mannitose chez le Frêne, le Sureau, de la dextrine, quelquefois du tanin (Chêne), de la mannite (Érable), des gommes (Aubépine) et enfin du glucose (dextrose et lévulose en proportions variables). Les miellées se rapprochent donc particulièrement, au point de vue chimique, du nectar des fleurs.

En général la miellée n'est pas très recherchée par les Abeilles ; celles-ci ne la prennent, celle des Aphidiens surtout, que quand il y a pénurie de nectar. Le miel d'abeilles renferme toujours plus de sucres réducteurs que la miellée dont elles se nourrissent.

La production de la miellée végétale peut, selon G. Bonnier (4) être observée directement ; on voit les gouttelettes sucrées sortir par les

(1) Journal de Pharmacie et de Chimie, 1899.
(2) C.-R. CXXV, 38, 116, 309, 1897.
(3) Ib., XXIX, 896.
(4) Revue générale de Botanique, 1896, p. 5.

Digitized by Google

stomates. Cette production cesse généralement pendant le jour et atteint son maximum à la fin de la nuit ; c'est l'inverse de ce qu'on constate pour la miellée animale.

Les nuits fraîches, humides et sombres succédant à des journées chaudes et sèches sont très favorables à la production de la miellée végétale. On peut provoquer l'exsudation des substances sucrées au travers des stomates en plongeant les branches dans l'eau puis en les maintenant à l'obscurité en atmosphère saturée.

Comment mettre les glucoses en évidence par la voie microchimique? Lidforss (1) observe que beaucoup de combinaisons qui ne sont ni des glucoses, ni des glucosides réduisent la liqueur de Fehling, mais on rencontre très souvent des glucosides inactifs. L'acétate de cuivre acidulé avec de l'acide acétique peut aussi rendre quelques services. L'auteur propose de remplacer la liqueur de Fehling par une solution alcoolique d'acétate de cuivre additionné d'un peu d'acide acétique et de glycérine mélangée à volume égal à une solution alcoolique de soude. Ce réactif qui agit à chaud en même temps que les tissus se durcissent a cet avantage qu'il n'est pas attaqué par la phloroglucine, l'esculine, la quercite, l'hydroquinone, la résorcine qui réduisent la liqueur de Fehling; en outre un grand nombre de corps réducteurs qui ne sont pas des glucoses se dissolvent dans la solution nouvelle pendant la macération des fragments de plantes étudiées alors que le glucose reste emprisonné dans les cellules.

Lindet (2) a fait connaître un nouveau procédé pour doser l'*amidon* dans les graines des céréales. L'auteur solubilise le gluten en soumettant les grains à l'action d'une pepsine chlorhydrique sans toucher à l'amidon qui existe libre et qu'on pèse ainsi en nature.

Les amidons des végétaux ne sont pas tous chimiquement identiques ; ce sont des isomères. Winthrop E. Stone (3) a montré en effet qu'ils sont très diversement attaqués par les enzymes ; il y en a qui demandent jusqu'à 80 fois plus de temps que d'autres pour être complètement solubilisés ou saponifiés, et sous ce rapport la variation est sensiblement la même, quelle que soit l'enzyme employée (diastase, ptyaline, pancréatine, taka-diastase). Ainsi pour l'extrait de malt, l'ordre est le suivant : Batate, Pomme de terre, Blé, Maïs ; pour la ptyaline, Pomme de terre, Batate, Maïs, Riz, Blé ; pour la pancréatine, Pomme de terre, Batate, Maïs, l'amidon du Riz et du Blé n'étant pas solubilisé ; pour la taka-diastase, amidon de Pomme de terre en première ligne.

L'amidon, on le sait, se colore en bleu par l'iode en produisant un iodure qui, selon Mylius, aurait pour formule $(C^6 H^{10} O^5)^4 I$. Mais

(1) Lunds. Arsskr. XXVIII, Bot. Central., LIX, 280.

(2) Bull. Soc. chimique, 4me Série, t. XV, 1163.

(3) Off. of exp. Stat., N° 34, 1896.

Digitized by Google

Rouvier (1) observe qu'on obtient cette formule seulement en présence d'un excès d'iode. En présence d'un excès d'amidon la formule du composé est $(C^6 H^{10} O^5)^8 I$. En augmentant au contraire la quantité d'iode on obtient la formule $(C^6 H^{10} O^5)^{16} I^5$. L'amidon de Pomme de terre fixe moins d'iode que celui du Blé et des Céréales.

Küster (2) a montré que l'iodure d'amidon de Mylius n'a pas une composition chimique stable et il pense que la coloration est due à une dissolution d'iode dans l'amidon. L'iodure d'amidon ne serait pas une vraie combinaison chimique; c'est aussi l'opinion de Duclaux et d'Ostwald.

Chevastelon (3) a trouvé des *inulines* identiques dans l'Ail, la Jacinthe, les Narcisses, les Tubéreuses.

(1) C.-R., CXIV, 128, 749, 1366. CXVII, 281, 461. CXVIII. 748. CXIX, 383. CXX, 1179. CXXIV, 565.

(2) *Liebig's Annalen*, CCLXXXIII, S. 360.

(3) Journal de Pharmacie et de Chimie. Série 6, 83, 1895.

(*A suivre*). Ed. Griffon.

425 — Lille. Imp. Le Bigot frères. Le Gerant: Th. Clerquin.

Digitized by Google

SUR LE

TUBERCULE DU *TAMUS COMMUNIS*

par M. LECLERC DU SABLON

Les parties souterraines et vivaces du *Tamus communis* (fig. 27) se composent d'une sorte de long tubercule plus ou moins nettement vertical, souvent ramifié, qui s'accroît par son extrémité inférieure et porte à son extrémité supérieure les tiges aériennes et annuelles. De plus ce tubercule présente un grand nombre de racines sur tout son pourtour, est complètement dépourvu de feuilles même rudimentaires, est recouvert de liège même sur son sommet et s'accroît en épaisseur. De Bary a décrit dans son Traité d'Anatomie comparée, les formations secondaires qui déterminent l'épaississement et qui sont comparables à celles de la tige du *Dracœna*. Plus récemment, dans un mémoire assez étendu, Emil Bucherer(1) a repris l'étude

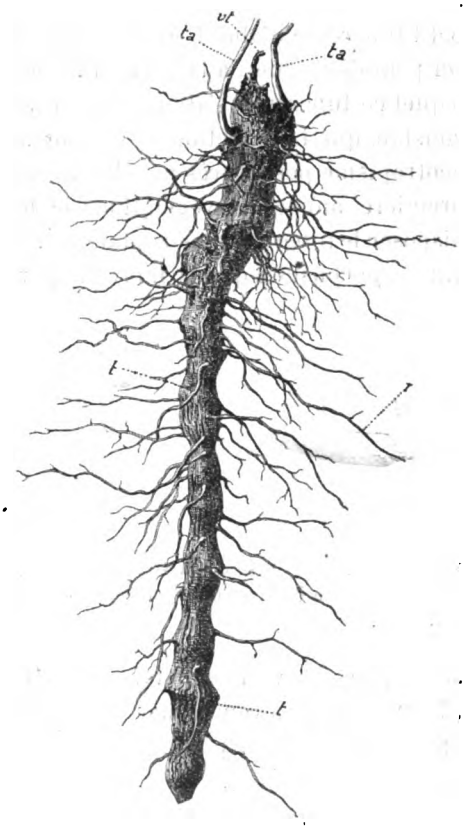


Fig. 27. — Parties souterraines du *Tamus communis* : *t*, tubercule; *r*, racines; *ta*, base des tiges aériennes; *vt*, reste de la tige de l'année précédente (réduit 3 fois).

(1) Emil Bucherer : *Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Dioscoreaceen* (Bibliotheca botanica, 1889 ; heft 16).

Digitized by Google

de la structure du *Tamus communis* en s'attachant surtout à décrire les tissus de la plante adulte. Je me propose dans cette note de préciser et de compléter les observations de cet auteur, notamment pour ce qui a rapport au développement du tubercule.

La germination des graines est très lente ; pendant la première année de la végétation, les parties aériennes des jeunes plantes se composent seulement d'une ou deux feuilles longuement pétiolées ; le cotylédon reste inclus dans les téguments de la graine ; l'axe de la gemmule ne s'allonge pas ; la tigelle, comme l'avait déjà remarqué Dutrochet, se renfle de très bonne heure et donne un petit tubercule d'abord arrondi qui s'accroîtra les années suivantes. On peut distinguer, à la partie inférieure, un sommet végétatif par lequel ce tubercule s'allonge verticalement du haut en bas. J'ai constaté que la direction de l'allongement était déterminée par un géotropisme positif très net. Pour cela, j'arrache un pied après la première année de végétation, je le replante en ayant soin de disposer le tubercule horizontalement (fig. 28) ; à la fin de la seconde année, je constate que la nouvelle partie du rhizome qui vient de

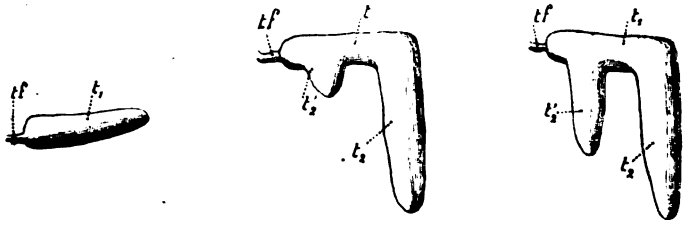


Fig. 28 à 30. — *tf*, base de la tige feuillée : t_1, tubercule de la première année ; t_2, tubercule de la seconde année ; t'_2, branche du tubercule formée la seconde année.

se former est verticale, faisant avec l'ancienne un angle de 90° (fig. 29). Il est à remarquer que le sommet de l'angle est très net comme dans les expériences analogues faites sur les racines ; on n'observe pas comme dans le cas des tiges une courbe répartie sur un espace plus ou moins long. On peut en conclure que l'accroissement en longueur est terminal ou tout au moins s'effectue sur une étendue très faible à partir du sommet.

Dans cette expérience, on voit presque toujours apparaître à la face inférieure du tubercule horizontal, non loin du bourgeon qui

Digitized by Google

produit les feuilles, un nouveau point végétatif qui donne une branche verticale t'_2. L'origine de cette ramification est exogène comme celle d'une tige, et l'emplacement de sa formation ne paraît pas morphologiquement déterminé ; ce dernier résultat n'est pas surprenant attendu que le tubercule ne porte pas de feuilles et que les faisceaux y sont irrégulièrement distribués.

Pour suivre la formation du rhizome au point de vue anatomique, il est bon de faire des coupes parallèles au plan de symétrie de l'embryon. Avant la germination, ce plan est déjà déterminé comme étant le plan médian du cotylédon ; il s'accuse encore plus au moment où le jeune tubercule apparaît sous forme d'un renflement de la tigelle dans la région opposée au cotylédon. La figure 31 montre une coupe passant par ce plan de symétrie alors que le tubercule commence à peine à se former. Il n'y a encore ni liège ni assise génératrice d'aucune sorte. Vis-à-vis du cotylédon *c*, on voit une petite languette *l* qui n'est autre que la section d'une sorte de gaine formée par la base du cotylédon et que quelques anciens auteurs avaient prise pour un second cotylédon ; mais cette opinion a été abandonnée depuis que la question a été étudiée par Solms-Laubach (1). Sur la surface du tubercule on peut suivre l'épiderme dont les cellules se sont cloisonnées radialement, comme le montre la figure 32 qui reproduit à un plus fort grossissement la partie *a* de la figure 31. En dessous de l'épiderme *ep*, on distingue l'écorce *ec*, formée généralement de 4 ou 5 assises et dont les cellules, pendant cette première période de la formation du tubercule se cloisonnent radialement et non tangentiellement ; c'est précisément ce mode de cloisonnement caractéristique qui permet de séparer l'écorce du péricycle qui est en dessous ; là, en effet, nous voyons les cloisonnements se produire dans des direc-

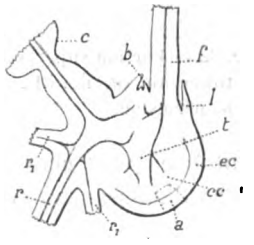


Fig. 31. — Coupe longitudinale dans une jeune plantule : *c*, cotylédon ; *b*, bourgeon ; *f*, base de la première feuille ; *l*, languette ; *t*, jeune tubercule ; *ec*, écorce ; *cc*, cylindre central ; *r*, racine principale ; r_1, r_1, radicelles ; *a*, portion de la figure représentée à un plus fort grossissement par la figure 32 (grossi 12 fois).

(1) Solms-Laubach : *Ueber monocotyledonen Embryonen.* (Bot. Zeitung, 1878.)

Digitized by Google

tions quelconques. Le début du tubercule provient donc du cloisonnement du cylindre central recouvert par l'écorce dont l'épaisseur n'a pas changé.

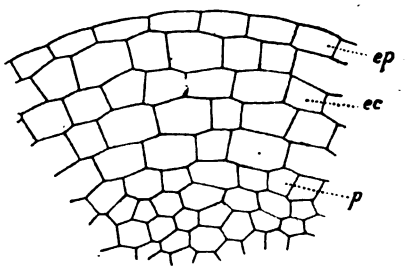


Fig. 32. — Portion superficielle d'un très jeune tubercule (*a*, fig. 31). *ep*, épiderme ; *ec*, *p*, péricycle.

Bientôt après, le liège commence à apparaître sur toute la surface du tubercule ; l'assise sous-épidermique s'agrandit radialement, se cloisonne et devient génératrice du périderme ; en même temps les parois des cellules épidermiques se cutinisent et restent accolées à la face externe du liège ; c'est peut-être pour cette raison que Buchener a pensé que le liège prenait naissance dans l'épiderme. Mais la disposition des cellules de l'épiderme par rapport à l'assise de liège sous-jacente ne me paraît pas laisser de doute à cet égard (fig. 33). Ces cellules épidermiques alternent plus ou moins régulièrement avec les cellules sous-jacentes, comme avant la formation du liège ; si le liège s'était formé dans l'épiderme, chaque cellule périphérique serait sur le prolongement d'une file de cellules tubéreuses. D'ailleurs, dans plusieurs cas, j'ai observé un état très jeune où la première cloison tangentielle était encore seule formée dans une cellule sous-épidermique.

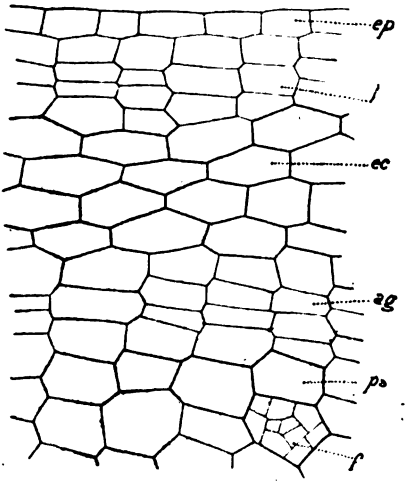


Fig. 33. — Portion superficielle d'un tubercule un peu plus âgé : *ep*, épiderme ; *l*, périderme ; *ec*, écorce ; *ag*, assise génératrice ; *ps*, parenchyme secondaire ; *f*, jeune faisceau.

Pendant ce temps les cloisonnements du péricycle prennent une

Digitized by Google

orientation tangentielle plus régulière, une assise génératrice se constitue ainsi vers la périphérie du cylindre central (*ag.*, fig. 33); c'est cette assise qui permet au tubercule de s'épaissir et qui fonctionne exactement comme l'assise génératrice des *Dracæna*. Vers la face extérieure, il y a une formation de parenchyme très faible, presque nulle; à la face intérieure, au contraire, le parenchyme secondaire constitue une couche épaisse *ps* dans laquelle se différencient des faisceaux libéro-ligneux. Sur la figure 33, on voit un jeune faisceau *f* qui prend naissance par les cloisonnements longitudinaux d'une cellule de parenchyme. La direction des faisceaux est d'ailleurs assez variable, une section faite perpendiculairement à l'axe du tubercule (fig. 34) coupe obliquement un grand nombre d'entre eux.

L'assise génératrice du liège s'établit sur toute la surface du jeune tubercule et fonctionne même au-dessus du point végétatif où se fait l'accroissement en longueur. L'assise génératrice péricyclique au contraire existe sur tout le pourtour d'une section trans-

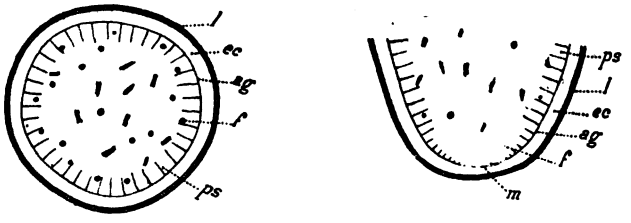


Fig. 34 et 35. — Figures schématiques représentant une section transversale (fig. 34) et une section longitudinale dans un tubercule : *l*, liège ; *ec*, écorce ; *ag*, assise génératrice ; *ps*. parenchyme secondaire ; *f*, faisceaux ; *m*, méristème terminal.

versale pratiquée même très près du sommet (fig. 34), mais à mesure qu'on se rapproche du point végétatif les cloisonnements deviennent plus irréguliers et, au point végétatif même, il n'y a plus qu'un méristème où les cloisonnements se font dans une direction quelconque comme dans le méristème terminal du cylindre central d'une tige (fig. 35). D'ailleurs ce méristème est toujours surmonté par l'écorce à peine épaissie et par le périderme.

Les caractères que présente le tubercule du *Tamus* n'indiquent pas nettement la nature morphologique de cet organe; certains

Digitized by Google

sont des caractères de tiges, d'autres des caractères de racines. D'abord, le tubercule est complètement dépourvu de feuilles, ce qui est un caractère de racine; l'accroissement en longueur est subterminal comme dans une racine. Le liège qui recouvre et protège le sommet végétatif joue le même rôle que la coiffe des racines, c'est en quelque sorte une coiffe persistante. Enfin, le géotropisme du tubercule est positif comme celui d'une racine principale; mais on sait qu'à ce dernier point de vue certains rhizomes de *Phragmites* ou d'*Equisetum* se conduisent de même. C'est par sa structure que le tubercule du *Tamus* se rapproche le plus d'une tige; on n'y voit pas la disposition des faisceaux caractéristiques de la racine où le bois alterne avec le liber; tous les faisceaux sont libéro-ligneux. L'origine est exogène comme pour un rameau; quant au méristème terminal, il diffère de celui d'une tige, surtout par la présence du liège et l'épaisseur de l'écorce qui est aussi grande que dans les régions éloignées du sommet.

En somme, le tubercule du *Tamus communis*, considéré au point de vue morphologique, tient à la fois de la tige et de la racine; d'ailleurs il provient de la tigelle qui est elle-même normalement et dans toutes les plantes un intermédiaire entre la racine et la tige proprement dite.

Digitized by Google

ÉTUDE SUR LA PHOTOSYNTHÈSE ET SUR L'ABSORPTION

PAR LA FEUILLE VERTE

DES RAYONS DE DIFFÉRENTES LONGUEURS D'ONDE

par M. André RICHTER,

« En abordant la question de l'espèce de rayons qui joue un rôle prépondérant dans la photosynthèse (dégagement d'oxygène), il importe tout premièrement de faire ressortir l'axiome que, *seul, un rayon absorbé est capable de provoquer une transformation chimique*.

Le travail chimique, qui se fait dans le laboratoire de la cellule végétale, est causé par la force vive que perd le rayon solaire pendant le phénomène de l'absorption dans l'organe vert de la plante. Seuls, les rayons qui se prêtent le plus facilement et le plus complètement à l'absorption, peuvent jouer un rôle prépondérant dans la photosynthèse.

Cependant, la seule considération de l'absorption dans la cellule verte ne nous permet pas encore de nous former une juste idée de son importance dans le mécanisme de la photosynthèse ; il nous faut connaître *la quantité de force vive* qu'apporte un rayon à la plante, son *intensité mécanique*.

Un rayon incapable d'être absorbé (par exemple les rayons infra-rouges) ne peut donc produire aucun effet, quelle que soit son intensité mécanique. D'un autre côté, un rayon qui est absorbé entièrement ne produira qu'un travail faible, à moins que son intensité ne soit considérable au point de vue mécanique. »

C'est au physicien Lommel, que nous devons la définition claire et précise, donnée ci-dessus et énoncée par lui, il y a trente ans, de la relation entre l'absorption d'un rayon lumineux et son travail pendant la décomposition de gaz carbonique (Lommel. Pogg. Ann. 1871, 143, p. 580). Cette idée, saisie au vol ou peut-être prévue par

Digitized by Google

M. Timiriazeff, fut développée et popularisée par lui dans une série de travaux pleins de talent.

Mais, chose étrange ! on aurait pu croire que la solution d'un problème physiologique, dont la nature est connue depuis longtemps d'une manière définitive et qui est lié indubitablement aux lois physico-chimiques, aurait dû s'accomplir d'une manière précise par la voie expérimentale ; il serait difficile, à mon avis, de trouver un terrain de recherches plus propice que celui que nous offre l'idée énoncée par Lommel, une idée sans doute préconçue, mais qui est fondée sur la loi de Helmholtz.

Néanmoins, trente ans se sont écoulés et cette question est restée ouverte jusqu'aujourd'hui ; ainsi le prouve l'exposé contenu dans la Physiologie des Plantes de M. Pfeffer (Pflanzeñ-physiologie, t. II) ou les travaux récents de M. Kohl. A strictement parler, nous ne savons pas jusqu'à présent, si la proposition de Lommel est vraie; entièrement vraie, ou bien s'applique en partie seulement aux phénomènes de photosynthèse.

La question du rapport qui existe entre la lumière et l'assimilation du carbone date du commencement de l'étude de la physiologie des plantes ; presque chaque savant l'a abordée d'un côté ou de l'autre; les recherches relatives à l'absorption de la lumière dans les pigments végétaux et à la question de l'influence des rayons de différentes couleurs sur la décomposition du gaz carbonique dans les plantes appartiennent à celles qui sont le plus en faveur et, dirait on, les plus simples au point de vue technique et les plus définies quant aux résultats.

Senebier, déjà, admettait que l'action des rayons violets sur la décomposition du gaz carbonique contenu dans les parties vertes des plantes est plus forte que celle des autres rayons. Cette idée semblait être d'autant plus approchée de la vérité que les rayons violets étaient généralement reconnus comme chimiques : c'étaient donc eux qui devaient produire la réaction chimique de la décomposition du gaz carbonique dans les feuilles vertes. Cette opinion fut adoptée, sans être contestée, pendant un demi-siècle jusqu'à ce que Daubény, en 1836, signalât les rayons jaunes comme les plus actifs.

L'autorité de Draper confirma, en 1846, les résultats de Daubény; Clöez et Gratiolet, Cailletet et Sachs, enfin Pfeffer conclurent de

Digitized by Google

même ; tous ces savants considèrent les rayons jaunes comme les plus productifs : « die Curven für Helligkeit in Spectrum und für Kohlensäurezersetzung sind sehr ähnlich.... » (Pfeffer).

Prillieux et Baranetsky arrivent au fond à la même déduction, en affirmant « qu'à égalité d'intensité lumineuse, la lumière orangée et la lumière bleue agissent avec une énergie sensiblement égale. » (Prillieux, 1869).

Au point de vue de ces investigateurs, les choses se présentent très simplement : aucun d'eux n'a eu l'idée d'envisager le côté mécanique du phénomène, de s'assurer si *tout* rayon, pourvu qu'il ait suffisamment d'intensité, peut réellement produire du travail dans la feuille verte. Ce fut encore un physicien qui eut l'honneur et le mérite de faire entrevoir la possibilité de l'existence d'une relation entre le dégagement d'oxygène dans la feuille verte et l'absorption de la lumière dans la dissolution de chlorophylle. Ce fut le célèbre Becquerel.

Mais ce fut Lommel qui, en 1871, avança, comme un théorème indispensable, l'hypothèse timide (« ... cela n'est pas impossible... ») de Becquerel et lui donna de la valeur en signalant la force vive des rayons incidents. Deux ans auparavant, Timiriazeff arriva à la conclusion que la décomposition du gaz carbonique s'effectue proportionnellement aux forces calorifiques des rayons *solaires*, et, l'année suivante (1872), Müller démontra que la plus grande activité est déployée par les rayons que la chlorophylle absorbe le plus complètement.

La question était apparemment tirée au clair ; mais M. Pfeffer s'en occupe et, par son autorité, réclame impérieusement la prédominance pour les rayons jaunes ; il ne reconnaît aucune relation entre l'absorption, la force vive d'un rayon et son travail.

Telle était la situation vers l'époque, 1870-1880, du siècle dernier. Les travaux de Timiriazeff, Engelmann et Reinke portent sur l'étude de la relation entre l'assimilation et l'insolation de la feuille ; tous ces savants fondent leurs conclusions sur les phénomènes d'absorption et, parfois, d'intensité mécanique d'un rayon. Cependant, Pfeffer, jusqu'en ces derniers temps, maintenait le contraire, et trouvait encore des partisans : par exemple, Kohl.

Digitized by Google

L'école allemande (Sachs, Pfeffer, Reinke, Kohl), en reliant plus ou moins la photosynthèse à l'absorption d'un rayon lumineux par l'organe chlorophyllien, arrive à cette conclusion, comme résultat de ses recherches, qu'il n'existe aucune relation directe entre la force vive d'un rayon et son travail dans la feuille. Outre cela, Pfeffer localise le maximum d'assimilation dans les rayons jaunes, c'est-à-dire dans la partie du spectre, où même l'absorption est relativement petite ; le côté faible des expériences de Sachs et de Pfeffer a été suffisamment relevé par Timiriazeff dans son travail « L'assimilation de la lumière par la plante », pour que nous n'y revenions pas une fois de plus. Mais, récemment, Pfeffer essaie de glisser sur son incontestable erreur expérimentale, en prenant les courbes primaires et secondaires de la décomposition du gaz carbonique (primäre und secundäre Assimilationscurven) : la courbe primaire, dans les couches minces de chlorophylle, avec le maximum dans les rayons rouges et la courbe secondaire, dans les couches épaisses, avec le maximum dans les rayons jaunes. Sans doute, l'absorption dans les rayons jaunes croîtra plus rapidement avec l'augmentation de la couche de pigment vert, que dans la région rouge ; mais un simple calcul ou, mieux encore, une mesure photométrique, prise directement, nous montre clairement qu'un déplacement du maximum d'absorption de la position « primaire » à la position « secondaire » ne se fait jamais et ne peut jamais se faire.

En général, la position prise par Pfeffer, dans la nouvelle édition de son ouvrage de physiologie, à l'égard de la question qui nous intéresse, est un peu inquiétante pour le physiologiste à la recherche d'explications physico-chimiques. Pfeffer dit que « la courbe d'assimilation ne peut coïncider avec celle de la distribution d'énergie dans le spectre ou en général avec toute autre courbe objective, grâce aux particularités spécifiques du substratum vivant » (Pflanzenphysiologie). Cette proposition mérite à peine le titre d'une hypothèse provisoire.

Plus loin, Pfeffer ébranle jusqu'à sa base la question de la possibilité de trouver quelque relation entre l'absorption et l'assimilation, en remarquant que la quantité insignifiante d'énergie retenue par la plante pour la production d'amidon peut être compensée, dans le cas « d'utilisation économique », par une déjà très faible absorp-

Digitized by Google

tion des rayons : « chaque région du spectre fournit beaucoup plus d'énergie qu'il n'en faut pour le travail de photosynthèse » (Pflanzenphysiologie). « Peut-être », continue-t-il, « parviendra-t-on à découvrir des organismes à protoplasma incolore, propres à une photosynthèse énergique » (Pflanzenphysiologie).

Examinons, cependant, jusqu'à quel point Pfeffer a troublé la question de la relation entre l'absorption et l'assimilation. Vraisemblablement il n'y a d'utilisé qu'une faible proportion de l'énergie emmagasinée dans la feuille, environ 10 °/₀, mais peut-on conclure de là que tout le reste de l'énergie absorbée par le pigment de la feuille est complètement perdu pour la photosynthèse ? N'est-elle pas dépensée en phénomènes auxiliaires ? En tous cas, on ne peut admettre que toute l'énergie soit employée directement pour le phénomène chimique principal ; autrement nous aurions dans la feuille un mécanisme, dont la productivité égalerait 100 °/₀, ce qui, bien entendu, est impossible. Le progrès toujours croissant de nos connaissances sur la chlorophylle et sur des matières colorées analogues, susceptibles de *fluorescence*, nous contraint de plus en plus à voir dans cette capacité de transformer les vibrations des rayons solaires en d'autres, d'une longueur d'onde différente, le trait caractéristique, commun à toutes ces substances, c'est-à-dire la faculté de reproduire des réactions photochimiques (voir un travail du plus haut intérêt d'Oscar Raab dans le Zeitschrift für Biologie, 39). Cependant, combien d'énergie doit être dépensée pour que la molécule de chlorophylle atteigne un tel mouvement, qu'elle devienne capable d'émettre des rayons d'une tout autre longueur d'onde que celle des rayons incidents. En d'autres termes, l'on doit admettre qu'il s'en faut de beaucoup que toute l'énergie assimilée par la feuille verte soit transformée en travail chimique pour la décomposition du gaz carbonique, mais, qu'au contraire, une quantité considérable sera dépensée en phénomènes préparatoires et collatéraux.

Une série de travaux, entrepris par Reinke, présente un intérêt spécial, grâce à l'appareil (le spectrophore) à l'aide duquel ils furent exécutés. En rendant possibles l'isolement de régions entières dans le spectre prismatique ordinaire et leur réunion en faisceaux convergents séparés, le spectrophore résoud pratiquement le problème de la réduction du spectre prismatique au spectre normal ; cepen-

Digitized by Google

dant, un défaut capital de l'appareil consiste dans le grand nombre de milieux de verre que le rayon solaire doit traverser, ce qui fait perdre au passage la masse principale des rayons les plus réfrangibles; ensuite, il faut signaler le choix malheureux de l'éternel *Elodea canadensis*, comme objet expérimental, avec son dégagement capricieux de bulles de gaz d'une composition inconnue.

Comme résultat de ses travaux, Reinke considère comme démontrée que la décomposition maxima de l'acide carbonique a lieu entre les lignes de Frauenhoffer B et C, dans la partie rouge du spectre, c'est-à-dire qu'elle coïncide complètement avec le premier maximum d'absorption dans le spectre de la chlorophylle; les maxima secondaires et l'absorption finale, presque totale, du bleu-violet du spectre ne donnent pas de pareilles élévations dans la courbe de la décomposition du gaz carbonique par la feuille verte à la lumière (1).

L'action de la lumière sur la plante est une fonction des facteurs suivants ; 1) l'intensité, 2) la concentration des rayons, 3) le nombre de vibrations, 4) l'absorption par la chlorophylle et 5) les vibrations atomiques de la chlorophylle ; mais cette action n'a aucun rapport avec la distribution de chaleur dans le spectre. Si toutefois nous avons, dans la partie la plus réfrangible du spectre, une absorption considérable de rayons par le pigment vert des feuilles, nous devons voir là-dedans cet écran de Pringsheim, qui retient les rayons oxydants par trop actifs, en les transformant en rayons calorifiques dépourvus d'influence nuisible.

On peut étudier avec beaucoup de profit un autre travail de Reinke relatif à la décomposition des solutions de chlorophylle sous l'influence de la lumière : ici, en dehors du premier maximum situé dans la lumière rouge (λ 70-λ 66), nous rencontrons un second maximum qui a pour siège les rayons violets (λ45-λ41); ce maximum, bien qu'il soit moindre que le premier, est tout de même considérable (de 70 à 80 °/o du premier); dans ce cas aussi, Reinke tire la conclusion tout à fait légitime qu'il faut regarder la décomposition de la chlorophylle, comme une fonction de l'absorption; cependant, il laisse passer sans attention le fait que, d'après ses propres mesures, l'absorption dans la partie du spectre, où la longueur

(1) Reinke nie même l'existence objective des maxima secondaires d'absorption, en les regardant comme subjectifs. Voir la réponse de Stenger.

Digitized by Google

d'onde est de λ 45-λ 41, est de 80 à 100, tandis que pour les rayons dont la longueur d'onde est comprise entre λ 69-λ 77, même avec un maximum, elle n'équivaut qu'à 43. Evidemment, il n'existe pas de rapport direct entre l'absorption et la décomposition de la chlorophylle et un simple rapprochement de ces deux faits pourra à peine servir à avancer notre compréhension du phénomène de photosynthèse.

Engelmann regarde la question du phénomène à tout autre point de vue. L'inventeur d'appareils très précieux pour la physiologie (microspectroscope, microspectrophotomètre) et aussi d'une méthode très ingénieuse pour révéler la présence d'oxygène libre, à l'aide de la microchimie, grâce aux bactéries aérobies, Engelmann, dans une série prolongée de travaux, s'est occupé et s'occupe encore de la relation entre l'absorption et l'assimilation.

En évaluant d'une part la quantité de lumière absorbée par les cellules vertes, brun-jaune, bleu-vert et rouges, et, d'autre part, leur dégagement d'oxygène à la lumière, Engelmann arrive à conclure que la corrélation entre l'absorption et l'assimilation subsiste dans la forme la plus simple et la plus générale, c'est-à-dire l'énergie de l'absorption est égale ou proportionnelle à celle de l'assimilation (énergie, absorption = énergie, assimilation). La proposition de Lommel se trouve ainsi confirmée expérimentalement; mais, malheureusement, les travaux d'Engelmann présentent tant de côtés faibles qu'ils attirent plutôt l'attention par l'originalité des méthodes employées que par la force probante des résultats obtenus et des conclusions qui en sont déduites. Assurément, il existe de très grandes difficultés techniques pour obtenir un réactif de l'oxygène au moyen de ces « gut tanzende Bacterien ». Toute une série d'expérimentateurs (Pringsheim, Reinke, Vohl, etc.) rejettent absolument la méthode bactériologique, en indiquant son extrême inexactitude intimement liée aux particularités biologiques des organismes. Engelmann lui-même constate d'une part, la possibilité, d'une trop grande sensibilité chez les bactéries et, d'autre part, un affaiblissement rapide de cette sensibilité. Ainsi, l'incertitude du critérium principal diminue beaucoup la valeur des conclusions de l'ingénieux savant allemand. Plus loin, en mesurant au microspectrophotomètre différents objets, Engelmann regarde les chiffres obtenus, comme exprimant l'absorption du

Digitized by Google

pigment, oubliant que l'absorption est la somme des absorptions de lumière par le pigment et par le substratum vivant (la cellule). Et cette dernière quantité peut être considérable et distribuée inégalement sur le spectre.

Les travaux du célèbre spécialiste russe, Timiriazeff, en matière d'assimilation et de chlorophylle, frappent par la précision avec laquelle sont montées les expériences et, si l'on peut s'exprimer ainsi, par la base physico-chimique des idées. Déjà, en 1869, ce savant avait démontré, au moyen de sa méthode des milieux colorés, la relation entre la photosynthèse et la distribution de la chaleur dans le spectre ; en 1875, il établit expérimentalement la courbe de la décomposition du gaz carbonique entre les lignes de Frauenhoffer A et E, avec un maximum qui coïncidait évidemment avec le maximum d'absorption de lumière dans la chlorophylle et le maximum de distribution de chaleur dans le spectre. M. Timiriazeff signale alors l'importance essentielle de la solution des problèmes suivants pour servir à élucider ultérieurement la question :

I. Déterminer s'il existe des maxima secondaires, c'est-à-dire des endroits saillants sur la courbe obtenue pour l'assimilation, correspondant aux bandes d'absorption de la chlorophylle ; et aussi étudier plus soigneusement la décomposition dans les rayons bleus et violets du spectre afin de vérifier si la courbe, traduite sur le spectre de diffraction, présente une augmentation de ses ordonnées dans cette région.

II. Déterminer, si cela est possible, la position du maximum de décomposition dans le spectre de diffraction. On pourra considérer cette expérience, comme décisive, dans la question sur l'espèce de lumière qui produit la décomposition.

III. Déterminer (à l'aide du pyrohéliomètre et de la pile de Melloni) la relation qui existe entre la quantité de chaleur reçue par la feuille, celle qui est absorbée par la chlorophylle et celle qui est dépensée dans le mécanisme de la décomposition.

Les problèmes posés par Timiriazeff sont formulés avec une précision et une justesse remarquables ; ils tranchent pour ainsi dire dans le vif de la question ; mais, malheureusement, ils sont restés à l'état de problèmes. Grâce à une série de travaux ultérieurs, on peut considérer, comme établi par M. Timiriazeff d'une manière complète et assurée, que le maximum d'assimilation, le maximum

Digitized by Google

d'absorption (B-C) et le maximum d'énergie dans le spectre solaire se trouvent presqu'au même endroit du spectre. Mais les expériences de Timiriazeff ne permettent pas de conclure, même en partie, à la proposition de Lommel ; car, pour cela, il est indispensable de comparer la quantité d'énergie absorbée par la feuille dans les différentes parties du spectre avec la quantité de travail produit par celle-ci ; l'indication de la coïncidence du maximum d'assimilation avec le maximum d'énergie, dans le spectre, est seulement une circonstance intéressante et fortuite, n'ayant d'importance que pour les organismes qui possèdent du pigment vert avec une forte bande d'absorption dans les rayons dont la longueur d'onde est 0,70 — 0,50 μ.

Plus tard, en 1893, Timiriazeff, en effet, essaie d'établir une corrélation entre ces trois quantités capitales : l'absorption, l'assimilation et la distribution d'énergie, à l'aide du spectrophore, et obtient 100 pour le rayon « moyen » de la partie rouge et 14 pour la partie bleue ; ces chiffres, d'après lui, sont proportionnels à la distribution d'énergie dans le spectre. Mais ce calcul, comme on le voit de prime abord, n'est pas à l'abri de tout reproche d'inexactitude : il suppose, par exemple, que l'absorption entre B et C, d'un côté, et F et H, de l'autre côté, est d'une intensité égale et uniforme dans chaque bande ; que la bande F-H est plus de trois fois plus large que la bande B-C ; que les rayons bleus et les rayons rouges traversent également « une lentille cylindrique » et « un prisme avec un très petit angle de réfraction », etc. A cause de ces bases inexactes, l'expérience ne peut avoir une valeur concluant, bien qu'elle occupe cependant une place importante dans la série des efforts tendant à établir d'une manière inébranlable la loi photochimique que « l'action chimique des ondes lumineuses de différentes longueurs dépend de leur énergie ».

En 1897, parurent deux travaux de Kohl sur l'énergie d'assimilation des rayons de différentes longueurs d'onde. Après avoir choisi la méthode de l'enregistrement des bulles dégagées par la tige de l'*Elodea*, Kohl, dans toute une série d'expériences, reprend cette méthode dont on a reconnu les inconvénients depuis longtemps, en l'entourant de précautions qui ne sont cependant pas à l'abri de toute critique : ainsi il fait passer la lumière à travers des milieux colorés dont l'effet sur la lumière n'est pas rigoureusement

Digitized by Google

connue (ceux que l'on emploie ordinairement sont le bichromate de potasse et l'oxyde de cuivre ammoniacal), et il se sert de la méthode de Reinke — du spectrophore. Les chiffres qu'il obtient se contredisent eux-mêmes.

N° de l'expérience.		Assimilation à la lumière				
		blanche.	rouge.	bleue.	violette.	jaune.
Avec écrans colorés.	I....	100	—	66.6	—	—
	II..	100	65.8	52.2	—	—
	V..	100	38.4	—	—	—
Avec le prisme.	VI..	—	100	24		44
Avec le spectrophore.	VII..	—	100	104.8	166.4	—
	VIII.	—	100	104.2	120.0	—

Les résultats obtenus avec les milieux colorés sont en contradiction complète avec les données reçues dans l'expérience avec le spectrophore; et ces derniers chiffres (expériences VI-VIII) nous ramènent aux anciennes et inexactes conclusions de Senebier, que l'énergie d'assimilation dans les rayons bleus et violets est beaucoup plus grande que dans les rayons rouges. Ces chiffres lui ayant probablement inspiré des doutes sur l'exactitude de ses méthodes, Kohl essaya de perfectionner la « Zählmethode » de Sachs, en mesurant sous le microscope le volume des bulles qui sortaient de la coupe de la tige d'*Elodea*; les chiffres obtenus à l'aide de cette « volumetrische Blasenzahlmethode » méritent certainement plus d'attention, puisqu'ils représentent, pour ainsi dire, un premier rapprochement avec une analyse eudiométrique précise de l'échange de gaz pendant le phénomène de l'assimilation qui se produit dans l'*Elodea*. Les mesures prises avec l'aide du spectrophore donnèrent, comme la moyenne de 24 observations, les chiffres suivants :

					Valeur de la long. d'onde λ.
Lumière blanche :	73.920	—	100		
— rouge :	32.067	—	50	(43[1])	(jusqu'à λ 620).
— jaune :	9.203	—	12		(de 590 à 570).
— verte :	14.127	—	20	(19)	(de 565 à 510].
— bleue :	18.482	—	40	(25)	(de 490 à 430).
— violette :	7.238	—	10		(de 430 à 395).

(1) Les chiffres entre parenthèses ont été déduits par moi de la première colonne.

Digitized by Google

Prenant ces chiffres comme point de départ, Kohl admet un second maximum dans les rayons bleus en dehors de celui des rayons rouges, et le rattache à une forte absorption des rayons de cette partie du spectre; mais, chose étrange! l'énergie d'assimilation, qui se rapproche d'une manière étonnante de ce dernier maximum, est propre aux rayons verts du spectre et, c'est d'elle, comme on le sait, que dépend la couleur verte du feuillage, grâce seulement à la circonstance qu'elle passe au travers presque intégralement. Non moins étrange est le fait que la somme des actions des régions spectrales, qui, cependant, ne forment pas un spectre entier (comparer chez Kohl leur longueur), est plus grande que l'action de la lumière blanche qui n'a pas même passé à travers un prisme, 81,117 et 73.920. Je passe sous silence les erreurs dans l'estimation du pour cent qui, pour la lumière bleue, atteignent jusqu'à 15 °/₀.

Le second travail de Kohl, destiné par lui, comme « experimentum crucis », à mettre fin à son désaccord avec Engelmann et Reinke, devait donner, comme valeurs relatives de l'assimilation au-delà de milieux colorés (des verres), les valeurs du poids sec des cultures d'organismes verts. Voyons, maintenant, sa manière de procéder : les verres laissent passer « das gesammte Roth... », l'on constate l'absorption de « etwas Blau und Grün... », « Viel Blau » et ainsi de suite, c'est-à-dire on déterminait à l'œil la qualité et la quantité de lumière qui avait passé, à l'aide du petit appareil de Sorby-Browning ; en d'autres termes la lumière qui pénétrait ou qui était active était inconnue. Le développement des algues ne se déterminait pas par la méthode indiquée auparavant de la pesée, mais à l'œil, et enfin, comme pour couronner cette investigation scientifique, Kohl fait l'essai de l'activité de ses verres pour le papier photographique celloïdine et constate la coïncidence « frappante » (weitgehende) de l'action photographique (chimique) avec l'action de l'assimilation des rayons lumineux. Grâce à cette méthode qui nous fait remonter à l'époque où l'on distinguait dans le spectre des rayons calorifiques, des rayons lumineux et des rayons chimiques, Kohl arrive à la conclusion que le maximum d'assimilation se trouve dans les rayons bleus, ensuite viennent les rayons jaunes, rouges et verts. L'originalité des déductions et des procédés est hors de doute, mais, mal-

Digitized by Google

heureusement, elle appartient tout entière à cette catégorie de curiosités, qu'engendrent des connaissances insuffisantes et une absence d'analyse critique.

D'après ce court aperçu historique, on voit clairement, il me semble, que la question abordée n'est pas encore vidée, qu'elle ne repose pas sur une base stable au point de vue physico-mécanique ; et cela, malgré que l'on ait formulé avec une grande netteté théorique la nature de la corrélation entre la quantité d'énergie qu'absorbe la feuille, dans les différentes régions du spectre, et le travail qu'elle produit, c'est-à-dire le photosynthèse ; malgré aussi l'œuvre de toute une phalange de travailleurs, doués d'une habileté extraordinaire comme expérimentateurs, et d'un grand sens critique à l'égard des méthodes et des procédés. Sans doute, la thèse de Lommel paraît la plus probable, mais de là à la certitude il y a encore loin, et jusqu'à présent, ni les travaux d'Engelmann, ni les recherches de Timiriazeff n'ont comblé cette lacune. Mais le moyen est indiqué surtout par ce dernier savant ; c'est la mesure directe de l'énergie d'un rayon qui tombe sur la feuille et qui la pénètre, — mesure que l'on peut prendre à l'aide d'un instrument capable d'enregistrer l'énergie, c'est-à-dire le bolomètre ou la pile thermo-électrique.

Mais de pareils travaux présentent des difficultés techniques énormes, à cause de l'extrême sensibilité des instruments employés, exigent des dépenses qui, non seulement, ne sont pas à la portée d'un seul individu, mais même de toute une corporation. J'ai donc dû remettre à un moment plus favorable ce procédé déjà cependant un peu essayé, et j'ai employé, dans les recherches actuelles, un procédé indirect, détourné, pour ainsi dire; c'est au lecteur de juger, jusqu'à quel point mon choix a été juste et s'il m'a conduit au but désiré.

Pour obtenir la lumière de diverses couleurs, j'ai adopté la méthode de milieux colorés. L'expression « les cloches de Senebier », terme connu de chaque botaniste, fait voir que cette méthode compte déjà un siècle d'existence. Daubény, Draper, Cloëz, Gratiolet, Sachs, Cailletet, Timiriazeff, Prillieux, Baranetsky, Pfeffer, Kohl ont adopté, dans leurs travaux, ce procédé simple et commode pour isoler des rayons colorés définis. Mais tous ces

Digitized by Google

travaux doivent être classés sous une même rubrique : nulle part on n'a tenu compte de la quantité de lumière pénétrante; « presque tous les investigateurs, » dit Volkoff, « ont étudié leurs solutions et leurs verres à l'aide du spectroscope. Grâce à ceci, ils savaient à quelle *espèce* de lumière ils avaient affaire. Mais savaient-ils *combien* il y en avait? Supposons, comme exemple, que, derrière une solution jaune (bichromate de potasse), on obtint une assimilation cinq fois plus forte que derrière une solution bleue (sulfate ammoniacal de cuivre). Que peut-on conclure de ce résultat seul? Avons-nous le droit de faire des déductions relatives aux rayons bleus et jaunes d'un faisceau solaire? Pouvons-nous dire, par exemple, que les rayons solaires jaunes exercent une influence cinq fois plus grande sur l'assimilation que les rayons bleus?... Certainement non.

Pour pouvoir conclure ainsi, il faudrait préalablement s'assurer que la diminution d'intensité des rayons jaunes, lors de leur passage à travers un milieu coloré, est proportionnelle à la diminution d'intensité que subissent les rayons bleus dans une solution bleue. *Si, au contraire, l'opposé avait lieu*, alors, il faudrait, d'abord, déterminer dans quel rapport se trouvent les intensités des rayons bleus et jaunes, derrière les solutions, à l'intensité de ces mêmes rayons, en plein air.

Qui donc, parmi ces expérimentateurs, a satisfait la condition sus-nommée? Positivement, personne.

Ces paroles ont été dites par un savant plein de talent, il y a déjà un quart de siècle; mais elles sont vraies encore aujourd'hui : aucun des expérimentateurs avec les milieux colorés ne savait précisément avec quoi il travaillait, quoique, probablement, ils eussent tous la conviction que leurs milieux laissaient passer des faisceaux de rayons définis sans aucun changement d'intensité, ce qui, en réalité, n'arrive jamais. Voilà la source d'erreurs considérables dans les travaux récents de Kohl. Cependant, s'il est impossible de trouver un milieu coloré qui éteint, par exemple, les rayons jaunes, en laissant passer tous les autres, sans altérer en rien leur intensité, nous avons alors un autre moyen à notre disposition, c'est de mesurer quelle partie de chaque faisceau de rayons s'éteint, combien de rayons passent au travers du milieu employé.

Digitized by Google

Cette solution, indiquée déjà par Volkoff et par Timiriazeff, est grandement facilitée par le développement de la spectrophotométrie, qui, entre les mains de Vierordt, est devenue une méthode quantitative pour la détermination de la masse d'une matière colorante en dissolution. Le spectrophotomètre pénètre peu à peu aussi dans le laboratoire botanique ; Reinke, Engelmann et d'autres s'en servent.

Je me suis servi, pour mes expériences, des liquides colorés, ordinairement employés par les phytophysiologistes, à savoir, une solution de bichromate de potasse qui laisse passer la partie la moins réfrangible du spectre et un liquide bleu, c'est-à-dire une solution du sel double de sulfate d'ammoniaque et de cuivre ; pour quelques expériences, j'ai pris aussi un liquide qui laissait passer les deux parties terminales du spectre, à savoir, une solution de permanganate de potasse. Dans toutes mes expériences, j'ai fait usage de solutions d'une concentration complètement définie et dans une couche d'épaisseur déterminée, ce qui me permettait de me servir directement des données spectrophotométriques de Vierordt.

De cette manière, on peut dire avec certitude non-seulement quelle espèce de rayons passe à travers le milieu, mais, aussi, combien de rayons de chaque longueur d'onde ; cela se voit très clairement et ressort en relief sur les graphiques.

Nous savons à présent, combien de chaque espèce de rayons ont passé à travers le milieu coloré, quelle partie d'entre eux est capable d'accomplir le travail de décomposition du gaz carbonique dans notre feuille verte mise en expérience. Les rayons supprimés par le milieu coloré sont perdus définitivement pour la plante ; quant aux rayons qui passent à travers le milieu coloré, quoique pas entièrement, ils ne peuvent être utilisés par la feuille verte qu'autant qu'elle est capable de les retenir, d'éteindre leur énergie cinétique, en la transformant en travail chimique d'assimilation. Ainsi, toute l'énergie des rayons que laisse passer le milieu coloré, mais qui ne sont pas absorbés par l'écran vivant de chlorophylle, sera de nouveau perdue pour la feuille ; un rayon qui passe entièrement à travers le milieu coloré, mais qui ne s'éteint qu'à moitié dans la feuille, ne rendra que la moitié de son énergie à celle-ci, et ainsi de suite. En d'autres termes, étant donnée l'absorption de

Digitized by Google

lumière par le milieu coloré par la feuille, on peut mesurer, pas à pas, pour des rayons d'une longueur d'onde voulue, la fraction de « lumière » qui se trouve dépensée dans la couche verte de l'organe chlorophyllien.

Mais ici, la question se complique. Pour déterminer la quantité d'absorption, par la feuille verte, de la lumière de différentes longueurs d'onde, il paraîtrait suffisant de l'examiner au spectrophotomètre.

C'est ainsi qu'agissait Engelmann dans ses recherches sur des objets d'une petitesse microscopique, en rapportant tout entier au pigment des chromoplastes les chiffres obtenus pour l'absorption. Ce procédé est évidemment fautif, comme l'a indiqué tout de suite Reinke : Engelmann omit l'absorption dans les organes incolores de la cellule ; le protoplasma, le stroma des leucites, la membrane ; cette absorption existe certainement, elle diffère pour les différents rayons, croît depuis le rouge jusqu'au bleu du spectre, en se superposant et s'ajoutant à l'absorption de l'écran assimilateur. S'il est nécessaire de tenir compte de l'absorption des parties incolores du protoplasma dans des objets translucides, d'une finesse microscopique, à plus forte raison doit-on la prendre en considération dans les tissus grossiers, opaques de la feuille d'une plante supérieure, de la feuille à plusieurs couches de cellules et de méats remplis d'air. Reinke croyait pouvoir éviter la difficulté par la détermination spectrophotométrique de l'absorption de lumière dans l'organe vert d'abord, et ensuite dans ce même organe privé de pigment vert par l'action de l'alcool, et en prenant la différence d'absorption, comme absorption de la chlorophylle. Il n'est pas difficile de voir que cette méthode indirecte ne peut donner que des résultats très vagues : une feuille vivante et une feuille laissée dans l'alcool, jusqu'à sa décoloration, sont deux choses bien différentes ; s'il est permis d'affirmer avec quelque degré de certitude que la chlorophylle, comme pigment, peut être extraite sans altérer ses propriétés optiques, il en est autrement du protoplasme du suc cellulaire ainsi que de son contenu. La translucidité de la cellule doit nécessairement subir un changement lorsque le protoplasme se coagule sous l'influence de l'alcool ; en outre les hydrates de carbone et autres substances analogues sont précipités, mais comment et jusqu'à quel point, nous ne savons pas.

Digitized by Google

Il ne reste qu'un moyen, c'est la détermination directe de l'absorption du pigment qui a été extrait de la feuille. Un choix convenable de la plante, des manipulations rapides, un dissolvant indifférent peuvent servir de garanties que le pigment a passé à l'état de dissolution, sans que ses propriétés optiques soient altérées.

Cependant, pour notre calcul, nous avons besoin de connaître, non pas l'absorption en général dans une solution de chlorophylle quelconque, mais bien une absorption complètement définie — celle produit par l'épaisseur étudiée dans la feuille mise en expérience; autrement dit, il nous faut connaître l'absorption d'une concentration correspondant à sa distribution dans les leucites de l'organe.

La quantité du dissolvant correspondant à la concentration demandée se calcule facilement de la manière suivante : on mesure l'épaisseur de la feuille (sous le microscope, avec des instruments convenables) et sa superficie ; de cette manière, on obtient son volume. Dans le cas particulier, on obtient pour la feuille de *Bambusa* :

Épaisseur — 0,1 mill. Superficie — 43346 millimètres carrés.
Volume de la feuille — $4.334^{mm}6$ ou $4^{cc}3346$.

On extrait de ce volume le pigment avec de l'alcool absolu ; si nous avions pris, pour examiner au spectrophotomètre, une couche de 0 millim. 1 d'épaisseur, alors le volume total de la solution, évidemment, devrait être égal à ces $4^{cc}3346$ pour qu'un rayon lumineux, en traversant la solution, rencontrât, en moyenne, le même nombre de molécules du pigment et subît, par conséquent, la même absorption. Mais nous prenons une couche dont l'épaisseur est de un centimètre d'épaisseur, c'est-à-dire cent fois plus grande; il faudra, évidemment, étendre la solution 100 fois, pour obtenir la concentration optique précédente, les conditions précédentes pour l'absorption : la quantité d'alcool, comme dissolvant, sera égale à $433^{cc}46$.

Je n'ai pas jugé nécessaire l'investigation complète de mes solutions au spectrophotomètre, premièrement, pour des raisons optiques purement subjectives, et, deuxièmement, grâce à la coïncidence parfaitement suffisante que j'ai obtenue, pour trois points du spectre (pour $\lambda = 670$, la raie rouge du lithium ; pour $\lambda = 589$, la raie jaune du sodium et pour $\lambda = 459$ mill., la raie bleue du

Digitized by Google

césium des coefficients d'extinction avec les chiffres correspondants dans les recherches soigneuses de Volkoff et dont par conséquent j'ai pu profiter. Ces données, rapportées à l'absorption de ma feuille, sont présentées dans la 3e colonne du tableau III.

Les 4e, 6e et 8e colonnes donnent déjà l'absorption combinée du milieu coloré et de la chlorophylle, c'est-à-dire indiquant la portion de lumière absorbée par la feuille verte derrière les milieux en calculant pour la lumière totale.

Lorsqu'on s'est fait une idée de la quantité de rayons absorbés par la chlorophylle dans la partie voulue du spectre que l'on a fait passer à travers le milieu coloré, il n'est pas difficile de se représenter aussi la « force vive », l'énergie dépensée lors de cette absorption et utilisée par la plante.

Grâce aux travaux remarquables de Langley, nous connaissons d'une manière précise la distribution d'énergie dans le spectre solaire. Pour mes recherches, je me suis servi de ce spectre aussi. Ayant exprimé, pour toutes nos régions du spectre, l'énergie du rayon en valeurs comparables, on peut facilement passer à l'expression de l'absorption en fonction de l'énergie absorbée ; les résultats de ce calcul sont rapportés dans les 5e, 7e et 9e colonnes du tableau III.

Transportons ces données sur papier et traçons la courbe qui nous donnera une idée de la distribution de l'énergie absorbée par la chlorophylle dans les différentes parties du spectre, derrière les divers milieux colorés (Planches 10 et 11). Les aires comprises entre ces courbes et l'axe des abscisses représenteront, évidemment, la somme d'énergie pour chaque cas particulier ; en mesurant ces aires, nous obtiendrons *les valeurs relatives de la force vive retenue, au-delà du milieu coloré, par la feuille soumise à l'expérience.*

Ces valeurs, pour les conditions de mon expérience, sont :

Nature du milieu :	Eau	Bichromate de potasse	Sulfate de cuivre ammoniacal	Permanganate de potasse
	—	—	—	—
	1000	491	177	233
	ou	100	36	47.5

De sorte que, si, placée derrière un milieu d'eau, la chlorophylle de la feuille en expérience a la capacité et le pouvoir d'absorber 1000 unités d'énergie, elle n'en absorbera que 491 derrière le bichromate de potasse, seulement 177 derrière la solution bleue du sel de cuivre et 233 derrière le permanganate de potasse.

Digitized by Google

TABLEAU I

Quantités de chaleur dans le spectre normal (Langley, Phil. Mag. 1889).

Long. d'ondes : L. 0μ.35, 0,38, 0,40, 0,45, 0,50, 0,55, 0,60, 0,65, 0,70, 0,75, 0,768.

Chaleur : { 1,8, 3,7, 5,3, 11,9, 17.3, 20,7, 21,9, 22,2, 21,4, 20,7, 20,2.
8,1, 16,8, 24,0, 53,6, 78,0, 93,4, 98,7, 100, 96,4, 93,4, 91.

TABLEAU II

Données photométriques sur l'absorption de la lumière dans les solutions du bicarbonate de potasse, de sulfate de cuivre ammoniacal et de permanganate de potasse (Vierordt, Die Anwendung, etc., 1873).

Parties de spectre	Proportion de lumière ayant traversé une couche épaisse d'un centimètre		
	Bicarbonate de potasse à 1 %	Sulfate de cuivre ammoniacal à 4 %	Permanganate de potasse à 1/10 %
A — a	—	—	75 %
a — B_{22}B	—	—	60 »
B_{22}C — C_{10}D	97,5 %	—	35 »
C_{10}D — C_{62}D	97,5 »	—	21 »
C_{62}D — C_{90}D	96,6 »	—	8 »
C_{90}D — D_{11}E	96,6 »	—	—
D_{11}E — D_{50}E	94,9 »	—	—
D_{50}E — D_{62}E	82,1 »	—	—
D_{62}E — D_{67}E	58 »	—	—
D_{67}E — E_{6}F	45 »	—	—
E_{6}F — E_{26}F	18,6 »	—	—
E_{26}F — E_{45}F	5,9 »	1.5 %	—
E_{45}F — E_{66}F	0,26 »	3,04 »	—
E_{66}F — E_{81}F	—	7,5 »	—
E_{81}F — F_{10}G	—	14,5 »	—
F_{10}G — F_{21}G	—	25 »	—
F_{21}G — F_{32}G	—	33,5 »	—
F_{32}G — F_{44}G	—	41 »	—
F_{44}G — F_{54}G	—	51 »	—
F_{54}G — F_{65}G	—	52 »	—
F_{65}G — F_{67}G	—	57 »	28 %
F_{67}G — G_{10}H	—	57 »	40,5 »
G_{10}H — G_{32}H	—	59 »	55 »
G_{32}H — G_{60}H	—	64 »	61 »

Digitized by Google

TABLEAU III

PARTIE DE SPECTRE 1	2	Lumière absorbée par la chlorophylle 3	Lumière absorbée par la feuille derrière le bichrom. 4	Énergie absorbée 5	Lumière absorbée par la feuille derrière la sol. cuivr. 6	Énergie absorbée 7	Lumière absorbée par la feuille derrière le permang. 8	Énergie absorbée 9
A_{27}	0μ7070	5,6 %	5,6 %	5,4 %	—	—	3,4 %	3,3 %
A_{75}	0,6945	19,0	19,0	18,4	—	—	11,4	11,1
B_{63}	0,666	87,4	81.3	81,3	—	—	30,6	30,6
C_{4}	0,654	58,0	56.6	56,6	—	—	20,3	20,3
C_{16}	0,6445	39,7	38,7	38,7	—	—	8,3	8,3
C_{35}	0.6195	42,2	41,1	40,7	—	—	2,9	2,9
C_{77}	0.604	29,7	28,7	28,4	—	—	2,4	2,4
D	0,589	27,4	26,5	26,0	—	—	—	—
D_{38}	0,569	19,5	18,5	17,8	—	—	—	—
D_{67}	0,554	20,2	11,7	11,0	—	—	—	—
D_{68}	0,539	15,5	9,0	8,2	—	—	—	—
E	0,5273	13,1	5,9	5,1	—	—	—	—
E_{38}	0,512	32,8	1,9	1,6	—	—	—	—
E_{50}	0,507	43,2	—	—	1,3 %	1,0 %	—	—
E_{75}	0,497	64,7	—	—	4,9	3,8	—	—
E_{96}	0,487	79,8	—	—	11,6	8,4	—	—
F_{12}	0,479	87,0	—	—	21,8	15,1	—	—
F_{18}	0,476	91,0	—	—	22,8	15,4	—	—
F_{25}	0,471	89,8	—	—	29,9	17,2	—	—
F_{38}	0,465	89,8	—	—	36,8	23,1	—	—
F_{50}	0,459	92,2	—	—	47,0	28,2	—	—
F_{60}	0 453	93,5	—	—	48,6	27,7	—	—
F_{70}	0,448	96,4	—	—	54,9	28,4	27,6 %	14,8 %
F_{91}	0,435	97,4	—	—	55,5	26,4	39,4	18,9
G_{10}	0,427	97,4	—	—	57,5	24.9	53,6	23.0
H	0,397	97.4	—	—	62,3	13,7	59,4	14,3

C'est seulement dans ces limites relatives que la feuille verte est capable de produire un travail relié directement à l'absorption d'énergie de la radiation dans le grain chlorophyllien. L'on conçoit bien que, puisque la photosynthèse s'étend sur toute la longueur du spectre, si au lieu de la rapporter à sa valeur dans une région arbitraire, on la rapporte partout à un même moment mécanique, c'est-à-dire à la quantité de force active pendant le travail; alors ses valeurs, pour les conditions indiquées de l'expérience, doivent reproduire les relations obtenues par le calcul. (*A suivre*).

Digitized by Google

ÉTUDES SUR LA TUBÉRISATION

par M. Noël BERNARD (*Suite*).

CHAPITRE III

GERMINATION DES ORCHIDÉES

Bien que j'aie été amené à rapprocher le *Neottia Nidus-avis* des Ophrydées plus étroitement qu'on ne le fait d'ordinaire, il n'est pas moins évident que les modes de développement sont dans ces deux cas assez notablement différents ; mais les différences s'expliquent en grande partie par le seul fait que l'infection, réalisée périodiquement chez les Ophrydées, est constante chez le Néottia ; la conséquence de l'infection paraît dans les deux cas essentiellement la même : un ralentissement considérable de la différenciation des bourgeons concordant avec la formation de réserves. Cette conséquence de l'infection se retrouve sans doute, sous des aspects divers, dans l'étude des autres Orchidées ; j'ai lieu de le croire par ce que j'en sais, mais ne pouvant encore, sur beaucoup de points, donner à ce sujet que des observations par trop fragmentaires, je me limiterai ici à envisager d'une manière générale pour les plantes de cette famille les premiers phénomènes du développement.

Les Orchidées présentent, dans le cours de leur vie, des modes de développement assez variés; les premiers phénomènes qui suivent la germination montrent au contraire dans cette famille une remarquable uniformité. Les graines toujours minuscules et de constitution très simple comprennent seulement un embryon indifférencié muni ou non d'un suspenseur et un tégument membraneux. A la germination, l'embryon se renfle en un axe embryonnaire ayant le plus souvent une forme « en toupie » comparable à celle que j'ai indiquée pour le Néottia. Cet axe embryonnaire tuber-

Digitized by Google

culisé produit d'abord des feuilles rudimentaires en petit nombre et, tardivement, des racines adventives. La différenciation est très lente et, le plus souvent, la formation des réserves précoce. Toujours plusieurs années s'écoulent avant qu'un seul bourgeon achève son évolution en produisant une tige feuillée ou florifère. Après un an les plantules ne dépassent pas en général une taille de quelques millimètres : les horticulteurs qui les obtiennent et les élèvent savent combien est délicat le maniement de ces jeunes plantes qu'il faut isoler à la loupe quand il devient nécessaire de les repiquer dans un sol nouveau.

La tubérisation précoce, l'absence de racine terminale sont deux caractères constants des germinations d'Orchidées. Mon but essentiel sera ici de montrer que l'infection leur est liée constamment et peut les expliquer. Dans un article antérieurement paru dans cette Revue même (1), j'ai donné quelques-unes des raisons qui m'ont amené à croire que *les Orchidées ne peuvent pas germer ailleurs que dans des sols infestés.* Je ne reprendrai que sommairement quelques-uns des arguments que j'y ai développés; j'en ajouterai de nouveaux.

§ I. — Infection des jeunes plantules d'Orchidées.

Un des points que j'ai antérieurement établis est que, dans tous les cas où des plantules d'Orchidées ont été étudiées avec soin au point de vue histologique, l'infection ne peut guère être mise en doute, bien qu'elle n'ait le plus souvent pas été explicitement signalée. Il existe des cellules à contenu brun dans les plantules d'*Angraecum maculatum* et de *Miltonia spectabilis*, étudiées par Prillieux (2) aussi bien que dans les plantules d'Ophrydées que décrivent Irmisch et Fabre. Ces cellules brunes, manifestement infestées, sont toujours, dans ces cas divers, localisées du côté de la plantule, où le suspenseur s'attachait. J'ai dit que chez le *Neottia Nidus-avis* l'infection se faisait par le pôle homologue de l'embryon, qui n'a pas de suspenseur différencié et qu'elle pré-

(1) Sur quelques germinations difficiles. (*Rev. Gén. de Bot.*, *t. XII*, 1900).

(2) Ed. Prillieux et A. Rivière.— Observations sur la germination et le développement d'une Orchidée (*Angraecum maculatum*). (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 4me *série*, *V.*, 1856).

Ed. Prillieux. — Observations sur la germination du *Miltonia spectabilis* et de diverses autres Orchidées. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 4me *série*, *XIII*, 1860).

Digitized by Google

cédait tout cloisonnement cellulaire. J'ai eu l'occasion d'étudier des plantules de *Bletia hyacinthina* et d'un hybride du genre *Lælia*, dans les deux cas, j'ai constaté l'infection dès le début de la germination. A ces cas divers on doit ajouter ceux indiqués par Raciborsky (1) qui a expressément signalé la présence d'endophytes dans de jeunes plantules d'Orchidées épiphytes. Je donne ici quelques détails sur les plantules de *Lælia*, que j'ai étudiées afin de préciser la manière dont se fait tout d'abord l'infection par le suspenseur de l'embryon.

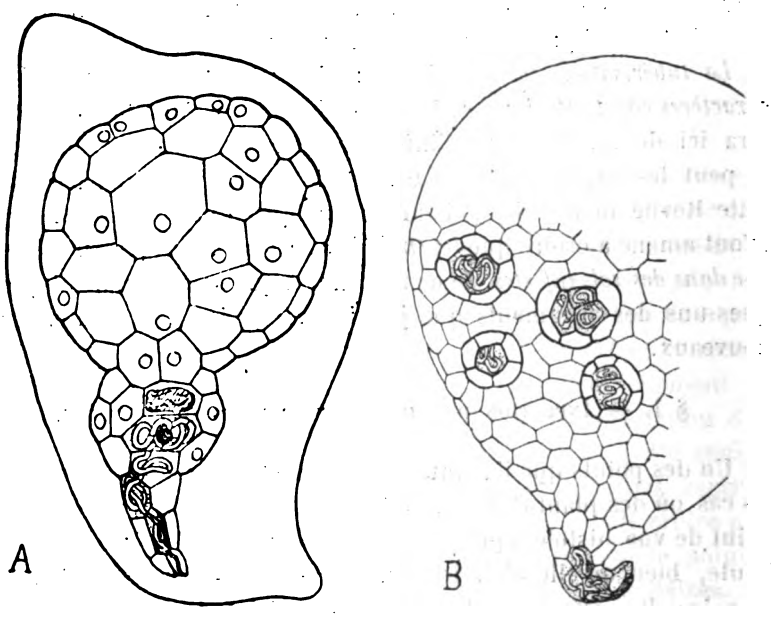


Fig. 36 et 37. — Plantules de *Lælia*. — A. Coupe optique d'une plantule encore incluse dans le tégument de la graine. — B. Vue d'une partie de la surface d'une plantule plus avancée (grossi 100 fois).

Ces plantules provenaient de graines obtenues par fécondation croisée de *Lælia cinnabarina* par *Lælia purpurata* ; le semis avait été fait en mars, j'ai examiné les plantules en octobre, les plus grandes n'atteignaient pas alors un centimètre de long, pour la plupart l'embryon était seulement gonflé et verdi et n'avait pas encore déchiré le tégument de la graine. Ces plantules, les moins avancées, étaient superficiellement entourées de filaments mycéliens

(1) *Flora*. 1898. LXXXV, pp. 325-55.

Digitized by Google

formant parfois autour d'elles un réseau assez serré ; ces filaments mycéliens produisaient en certaines places des groupes de spores Fusarium. Après avoir débarrassé l'embryon du tégument de la graine, on peut facilement l'examiner par transparence. On voit ainsi que les filaments mycéliens pénètrent uniquement par le suspenseur et n'envahissent que quelques cellules ; d'après la forme même de ces plantules, il est clair que la croissance s'est faite par le pôle opposé; il se forme une masse renflée de cellules à chlorophylle, souvent séparée de la région infestée, qui ne s'est que peu accrue par un étranglement assez net (fig. 36). Chez les plantules les plus avancées il se produit à la surface, toujours vers le suspenseur, des papilles formées de groupes de cellules formant des proéminences dont la forme générale est celle d'un tronc de pyramide. Ces papilles sont pénétrées par l'endophyte qui ne semble jamais entrer par d'autres points (fig. 37). Souvent, les cellules supérieures de ces papilles s'allongent en poils absorbants qui fixent au sol la jeune plante. Autant qu'il m'a paru, ce fait ne se produit que quand les papilles ne sont pas infestées de bonne heure; quand elles sont infestées, elles doivent garder leur forme primitive. On trouve, en effet, des papilles infestées non allongées en poils sur des plantules plus avancées.

L'axe embryonnaire renflé différencie tardivement un bourgeon portant une ou deux feuilles vertes très petites, mais ayant des stomates nombreux. Ce bourgeon se produit toujours au point de l'embryon opposé au suspenseur. Les plantules les plus avancées que j'ai eues, ayant déjà deux feuilles, n'avaient pas produit encore de racines. Chez ces plantules, la région de l'axe embryonnaire opposée diamétralement au bourgeon, était plus largement infestée ; dans de nombreuses cellules, les filaments mycéliens digérés formaient une masse de dégénérescence jaunâtre.

Il importe de remarquer que ces plantules sont moins largement infestées que celles du Néottia ou des Ophrydées. L'infection y est moins facile à reconnaître surtout pour les stades jeunes quand la région infestée est encore de faible étendue et quand il n'y a pas de corps jaunâtres de dégénérescence. *Cependant je n'en ai trouvé aucune, si peu développée qu'elle soit, qui ne fut pénétrée d'endophyte au moins par le suspenseur.* Dans ce cas encore la lenteur de la différenciation est extrême, mais la formation des réserves est

Digitized by Google

moins précoce que chez le Néottia. Seulement chez les plantules ayant de jeunes feuilles on trouve dans l'axe embryonnaire des grains d'amidon.

Le cas du *Bletia hyacinthina* ne diffère en rien d'essentiel de celui de ces plantules de Lœlia. L'infection se fait d'abord par la région du suspenseur et secondairement par la jeune tige couverte de poils que développe le bourgeon terminal. Les plantules sont de bonne heure vertes, l'infection n'est jamais très largement étendue, l'amidon se forme en faible quantité.

Les Orchidées pour lesquelles j'ai indiqué ici la contamination certaine des plantules appartiennent à des tribus variées de la famille; il est donc entièrement vraisemblable que l'infection précoce ne leur est pas particulière et que c'est au moins une règle ayant quelque généralité pour ce groupe de plantes ; c'est ce qu'on arrive d'autre part forcément à croire par d'autres considérations. De l'étude des plantules je retiens seulement ici que *l'infection paraît se faire toujours dès le début de la germination et par le pôle suspenseur de l'embryon, qu'il y ait ou non un suspenseur différencié.*

§ II. — Conditions de la germination

Les Orchidées se maintiennent et se propagent dans la nature le plus souvent par des modes variés de multiplication asexuée ; on comprend dans ce cas que les pieds qui dérivent d'une plante mère infestée, continuant à vivre dans le même sol, s'infestent à leur tour. Le fait que ces plantes soient toujours et très tôt infestées est moins aisé à comprendre, si l'on songe aux conditions de la reproduction par graines qui, pour être rare peut-être, a lieu cependant quelquefois.

Les graines d'Orchidées sont parmi les plus légères qui existent et parmi les plus facilement disséminables au loin; on ne peut guère admettre qu'elles trouvent partout où elles peuvent tomber l'endophyte qui leur convient; cependant, comme je l'ai dit, la constance de l'infection dans toute la famille est un fait qu'on ne peut plus contester ; malgré les chances que paraît leur donner pour cela la facile dissémination des graines, aucune de ces plantes ne paraît échapper jamais à l'infection. Ce fait s'expliquerait aisément si les graines transportaient l'endophyte, mais il n'en est pas ainsi au

Digitized by Google

moins en général. Je m'en suis assuré en prélevant dans des fruits mûrs des graines que j'ai semées en tubes stériles sur des milieux nutritifs divers convenables au développement des endophytes. Dans les nombreux essais que j'ai poursuivis pendant deux ans (1) je n'ai jamais obtenu ainsi d'endophytes à partir de graines. Souvent les tubes de culture sont restés parfaitement stériles; parfois j'ai eu le développement de Bactéries ou de Mucédinées, communes, évidemment introduites par accident lors du semis. A l'examen microscopique je n'ai pas vu non plus de graines infestées. Au reste les tiges aériennes étant dépourvues d'endophytes il est bien invraisemblable en général que les graines puissent être infestées. Si le fait se produit je n'en ai jusqu'ici pas d'exemple certain. Puisque toutes les Orchidées sont infestées, il faut donc admettre soit qu'elles ne germent pas sans endophytes, soit que celles qui germent sans s'infester sont détruites tôt ou tard.

De ces deux hypothèses possibles, la première seule est rendue vraisemblable par le fait bien connu que la germination des Orchidées présente des difficultés considérables et nécessite des conditions particulières. Je m'attacherai à montrer ici que *l'infection du sol est une des conditions nécessaires à la germination des graines;* il me suffira presque pour cela de rappeler les conditions dans lesquelles les horticulteurs ont pu introduire et acclimater les Orchidées dans leurs serres.

Il était de croyance commune, au début du siècle passé, que les graines d'Orchidées étaient incapables de germer. Salisbury annonça pour la première fois, en 1802, qu'il en avait vu germer quelques-unes (2) ; longtemps on n'eut à ce sujet que des observations éparses (3) et, alors que les Orchidées avaient déjà pris une importance horticole considérable, on ne savait encore les obtenir qu'à

(1) Ces essais ont porté sur les graines des espèces suivantes : *Cattleya labiata, Bletia hyacinthina, Oncidium ornithorynchum, Cypripedium insigne, Ophrys. arachnites, O. aranifera, Neottia Nidus-avis, Epipactis latifolia, Epipactis palustris.* Les graines ont été prélevées dans des fruits mûrs, ouverts avec quelques précautions, et transportées au moyen d'un fil de platine dans des tubes de culture, la manipulation n'a donc pu les altérer en rien.

(2) *Trans. Linn. Societ.* VII.

(3) Cl. Du Petit-Thouars. — *Histoire particulière des plantes Orchidées recueillies sur les trois îles australes d'Afrique.* Paris, 1822.

Digitized by Google

partir de bulbes ou de rhizomes venus des pays d'origine (1). On les cultiva dès le début dans des serres séparées ; leur culture qui, aujourd'hui, s'est quelque peu vulgarisée, passait alors pour être d'une grande difficulté ; il n'était pas même en question à cette époque d'obtenir ces plantes par semis ; faire refleurir quelques années un pied importé directement était toute l'ambition des horticulteurs.

Ce mode d'introduction des Orchidees en Europe est ici à retenir ; à propos de la Pomme de terre, j'en retrouverai l'équivalent. En introduisant les Orchidées elles-mêmes, et non leurs graines, on introduit en même temps les endophytes qu'elles hébergent. Les efforts des horticulteurs, la précaution qu'ils ont prise de n'employer pour la culture que des humus spéciaux, ont abouti autant à acclimater dans leurs serres les endophytes d'Orchidées que les Orchidées elles-mêmes. Quand Wahrlich examina toutes les Orchidées d'une serre de Moscou, il les trouva toutes infestées, autant qu'il trouvait infestées les plantes récoltées dans la nature.

Le fait remarquable qui s'est produit est que la germination des graines qui passait pour presque impossible et devenue praticable depuis que les Orchidées sont acclimatées avec leurs endophytes. Plus d'un horticulteur fait germer aujourd'hui, presque à coup sûr, les graines qu'il récolte, et depuis plus de vingt ans, on obtient des plantes hybrides par semis. La méthode que les horticulteurs emploient le plus communément consiste à semer les graines sur la surface garnie de sphagnum des pots ou des paniers dans lesquels vit la plante adulte qui les a produites. Les racines de cette plante adulte, disent communément les horticulteurs, *assainissent* le compost et rendent possible la germination. Souvent, les graines qui germent les premières et le mieux sont celles qui ont été semées sur les racines mêmes qui rampent à la surface du pot ; à l'époque où furent faites les premières tentatives pour obtenir des germinations, on avait recommandé même de ne faire de semis que sur ces racines, mais on n'a pas tardé à reconnaître que ce point n'a pas d'importance spéciale et que la germination peut se produire en d'autres points du pot.

Si l'on se rappelle maintenant que les racines sont infestées et

(1) C'est à partir de 1820 que l'importation des Orchidées vivantes prit de l'extension, en Angleterre d'abord, puis sur le continent, où il y eut, à partir de 1830, des collections spéciales cultivées à part.

Digitized by Google

que les endophytes qu'elles renferment peuvent vivre librement, en saprophytes, dans le sol, il me paraît qu'on est en droit de conclure que *ce procédé revient à semer les graines d'une espèce dans un sol où vivent ses endophytes*. Ce n'est pas en *assainissant* le sol que ces racines interviennent, mais en l'*infestant*.

Je dois dire que les horticulteurs, à qui j'ai fait connaître cette interprétation de leur procédé, l'ont accueillie avec scepticisme, mais la seule objection sérieuse qu'ils m'aient faite s'appuie sur ce que : l'on peut parfois avoir des germinations en pots séparés sur de la sciure de bois et d'autres milieux qui bien vraisemblablement ne sont pas infestés des endophytes qu'il faudrait. Cela est vrai, bien que l'expérience réussisse dans ces conditions d'une façon très irrégulière. Mais il faut remarquer que l'expérience se fait toujours dans une serre où l'on cultive à peu près uniquement des Orchidées et où par suite les causes de contamination sont nombreuses. Au reste, les graines de Lœlia dont j'ai décrit la germination, avaient été semées sur sciure de bois, elles étaient infestées. J'ai semé sur sciure de bois, dans des pots séparés, des graines d'une vingtaine d'espèces. J'ai eu une seule fois des germinations (pour le *Bletia hyacinthina*) et dans ce cas encore, d'où que soit venu l'endophyte, les plantules étaient infestées par un Fusarium.

C'est d'ailleurs par l'insuccès constant des tentatives que j'ai faites moi-même pour obtenir des Orchidées sans endophytes par semis que j'ai été amené à croire que les endophytes étaient nécessaires à la germination. Pour un grand nombre de plantes, il n'est pas très difficile d'obtenir des germinations en milieu stérile à partir de graines extérieurement aseptisées. En tubes stérifes, j'ai obtenu à de nombreuses reprises des germinations de graines de Pomme de terre, d'Ognon ou de diverses plantes. Pour les Orchidées, je n'ai jamais réussi ; les graines prélevées aseptiquement dans des fruits mûrs, sans qu'aucun traitement ait pu les endommager et semées en tubes stérilisés sur des milieux divers (sciure de bois, tourbe, carotte, etc.) demeurent des mois entiers sans altération apparente, mais sans que le moindre changement se produise. Dans le seul cas du *Bletia hyacinthina*, la vie des graines ainsi semées, s'est manifestée ; je donnerai ici quelques détails sur ce cas seulement.

Digitized by Google

Les graines m'avaient été envoyés de Rome encore incluses dans des fruits qui venaient d'être récoltés (novembre 1900). J'ai prélevé, dans les fruits ouverts avec précautions, une partie des graines que j'ai semées, avec un fil de platine flambé, dans des tubes de culture stérilisés, sur carotte ; j'ai fait semer le reste des graines sur sciure de bois dans une serre à Orchidées. Un mois après le semis, la plupart des graines de ce second lot germaient en donnant de petites plantules vertes qui étaient infestées par un Fusarium que j'ai isolé et gardé en culture.

Les tubes où se trouvaient les graines du premier lot sont en majorité restés parfaitement stériles, longtemps, les graines examinées à la loupe n'y ont montré aucun changement. C'est seulement cinq mois après le semis (mai 1901) que je pus constater une modification de la plupart d'entres elles : les embryons, sans changer de forme, s'étaient légèrement gonflés, ils avaient pris une couleur d'un blanc de lait qui les rendait sur le milieu de culture immédiatement visibles. J'ai pris quelques-unes de ces graines pour les examiner en les comparant à des graines mises dans l'alcool lors de l'envoi; l'augmentation de longueur de leur embryon ne dépassait pas 1/4 de la longueur totale, le gonflement de l'embryon était dû, non à une multiplication cellulaire, mais au gonflement presque égal de toutes les cellules qui s'étaient remplies d'amidon. Les graines prises dans les fruits ne contenant pas trace d'amidon, il faut admettre que ces jeunes embryons ont pu absorber des sucres du milieu de culture et les mettre ainsi en réserve. J'ai semé dans de nouveaux tubes de culture les graines en cet état, soit de nouveau sur carotte, soit sur tourbe imbibée de diverses solutions nutritives, soit sur sciure de bois ; elles n'ont montré aucun changement nouveau et seulement à la fin de juillet elles ont commencé à brunir en se desséchant. Telle est la seule modification de graines d'Orchidées que j'ai pu observer en milieu stérile, les autres graines dont j'ai fait des semis (j'en ai donné plus haut la liste) ne se sont en rien modifiées.

J'ai eu ainsi pour le *Bletia hyacinthina* des graines de même origine dont les unes infestées germaient, et dont les autres en milieu aseptique pouvaient absorber des aliments mais ne les assimilaient pas, et ne montraient aucune trace de différenciation.

Cette expérience aurait en elle-même une valeur décisive si les

Digitized by Google

conditions où se trouvaient les deux lots de graines avaient été exactement comparables; bien qu'il n'en soit pas ainsi, elle donne à ce qu'il me semble une indication qui n'est pas sans valeur. J'ai tenté à de nombreuses reprises soit pour ces grains de *Bletia*, soit pour d'autres, d'obtenir des germinations en tubes stériles avec le Fusarium endophyte des plantes correspondantes comme seul microorganisme. Je n'y ai pas réussi ; en culture pure, même sur des milieux nutritifs pauvres (tourbe, sciure de bois) le champignon prend un développement considérable ; il pénètre bien dans les cellules de l'embryon, mais celui-ci meurt sans modifications appréciables ; il faut retenir que le développement étant toujours très lent, ce n'est qu'après un mois au moins que la germination pourrait sûrement se constater et il faut ajouter encore que dans des cas comme celui du *Neottia Nidus-avis* où les jeunes plantules ne verdissent pas, il faudrait leur assurer un milieu nutritif convenable sans provoquer un développement trop abondant du champignon. Les difficultés secondaires qui se présentent pour réaliser une expérience comparative parfaite sont suffisantes pour en expliquer l'échec.

Il y a au début de la vie comme à tout autre moment bien plutôt une lutte entre le champignon et la plante qu'une symbiose harmonieuse. La plante peut réagir à l'infection en se développant, mais souvent aussi elle succombe et le champignon la détruit. Même dans le cas où les horticulteurs réalisent l'infection par la méthode que j'ai dite, la germination ne peut être obtenue sans des soins attentifs qu'une longue pratique leur a suggérés et qui peut-être font intervenir d'autres conditions que j'ignore.

Si je ne puis pas, en un mot, établir qu'en dehors des conditions connues de température, humidité et aération, l'infection est *la seule* condition nécessaire à la germination des Orchidées, je ne pense pas au moins dépasser la portée des faits que j'ai rapportés ici en affirmant que *l'infection est une des conditions constantes et nécessaires de la germination de ces plantes.*

La nécessité d'une telle condition peut servir à comprendre pourquoi les Orchidées qui produisent des graines en nombre immense restent dans la nature des plantes relativement rares. Un seul pied d'*Orchis maculata* peut porter plus de 6000 graines, certaines Orchidées exotiques en ont plus d'un million par capsule

Digitized by Google

et il y a jusqu'à 12 capsules par pied. Si toutes ces graines se développaient, la descendance d'un Orchis suffirait, en trois générations, à recouvrir d'un tapis vert uniforme toute la surface des terres : « on ignore, dit Darwin, à qui j'emprunte ces données, comment une aussi effrayante progression est arrêtée ». D'après ce qu'il dit ensuite, Darwin paraît pourtant porté à croire que les Orchidées ne sont pas convenablement protégées contre les dangers qui les menacent dans la lutte pour la vie et que les jeunes plantes peuvent être détruites en grand nombre. Je ne pense pas qu'il en soit ainsi, les jeunes plantules dans la nature sont manifestement rares, on cherche en vain une cause de destruction capable d'en faire disparaître un si grand nombre ; ce qui est entièrement vraisemblable est qu'un nombre immense de graines ne germent pas parce que, disséminées au hasard, elles ne rencontrent pas le sol infesté par l'espèce de Champignon dont la présence est nécessaire pour leur germination.

Il y a ici un cas entièrement comparable à celui que présentent un grand nombre d'animaux ou de plantes parasites qui produisent un nombre presque infini d'œufs ou de graines dont la plupart sont perdus parce que le développement ne peut se faire que dans des conditions étroitement déterminées. *L'infection du sol, qui est une condition constante de la vie des Orchidées adultes, est aussi une condition sans laquelle l'embryon de ces plantes ne peut pas dépasser l'état de développement qu'il a atteint dans la graine.*

§ III. — Rapports entre l'infection précoce et les caractères des plantules.

Les plantules d'Orchidées présentent, comme j'ai dit, au début de leur développement, deux particularités essentielles : la tubérisation marquée par la lenteur de la différenciation et de la croissance concordant souvent avec l'accumulation précoce de réserves et l'absence de racine terminale.

Je note ici la concordance de la tubérisation avec l'infection comme un exemple nouveau du rapport constant qui existe entre ces deux faits. L'absence de racine terminale s'explique, d'autre part, d'une manière très simple par le fait que l'infection de l'embryon se fasse par le suspenseur : c'est à l'ordinaire au pôle suspen-

Digitized by Google

seur de l'embryon que la racine primaire se différencie chez les végétaux ; ici, ce pôle est infesté, et d'après une règle qui est générale, les cellules pénétrées d'endophyte qui s'y trouvent, ne croissent ni ne se différencient ; l'embryon prend une forme « en toupie », il ne forme pas de racine terminale. Comme le dit fort justement Prillieux pour l'*Angræcum maculatum :* « on dirait que la région inférieure de l'embryon, qui est la plus âgée et qui ne prend aucun accroissement, commence déjà à se décomposer, tandis que sa partie supérieure continue encore de croître » (1). J'ajoute seulement ici que c'est à l'infection qu'est due la mort des cellules du pôle suspenseur.

Les deux caractères aberrants des plantules d'Orchidées (tubérisation immédiate et absence de racine terminale) ne se retrouvent pas dans le développement de l'embryon homogène de la Ficaire, qui ne s'infeste que tardivement ; au contraire, ces deux mêmes caractères se retrouvent chez les Lycopodes et, là encore, coïncident avec une infection précoce (2). Par là, il paraît que l'infection est bien la condition déterminante de ces caractères.

La convergence entre les Lycopodiacées et des Orchidées est certainement un des faits qui peuvent donner le plus solide appui à cette manière de voir. Les spores de Lycopodes s'infestent dès le début de leur développement, elles donnent des prothalles tuberculeux dans la masse parenchymateuse desquels se forment d'abondantes réserves. Les plantules sont aussi infestées de bonne heure, elles dérivent d'un *tubercule embryonnaire*, ont une différenciation très lente, ne portent pas de racine terminale. D'une part il existe dans ce cas entre les prothalles et les plantules une ressemblance que Treub a justement remarquée, ressemblance qu'on n'est pas habitué à trouver entre la génération asexuée et la génération sexuée des Cryptogames vasculaires. D'autre part les jeunes prothalles ou les jeunes plantules de Lycopodes présentent avec les plan-

(1) Loc. cit., p. 112.

(2) Dans l'article que j'ai antérieurement consacré à la germination des Orchidées (loc. cit.), j'ai montré qu'on avait trouvé pour faire germer des spores de Lycopodes, les mêmes difficultés que pour faire germer des graines d'Orchidées. C'est un point sur lequel je ne reviens pas ici. Dans un livre récent (*Organographie der Pflanzen* II, Jena, 1900), Gœbel indique l'infection précoce des Lycopodes comme une règle constante qui peut expliquer les caractères singuliers des prothalles.

Digitized by Google

tules d'Orchidées des analogies dont on ne pourra manquer d'être frappé si l'on compare par exemple aux prothalles de Lycopodes figurées par Bruchmann les plantules de *Neottia Nidus avis* que je fais connaître ou encore les plantules d'*Angræcum maculatum* étudiées par Prillieux. Il ne saurait s'agir ici de ressemblances phylogénétiques, l'infection seule paraît pouvoir expliquer la convergence de ces cas.

J'ajouterai ici quelques remarques afin d'établir que c'est bien l'infection qui est la cause des caractères singuliers des plantules et non un mode particulier d'absorption des aliments concordant avec elle, en un mot qu'ici le saprophytisme n'est pas en cause à moins que, comme on est amené peu à peu à le faire, on ne prenne improprement le terme de plante saprophyte pour synonyme du terme de plante infestée.

Il existe chez les Orchidées deux types de plantules : les unes (Néottia, Ophrydées) sans chlorophylle, souterraines, tirant manifestement tout leur aliment de l'humus; les autres (*Lælia*, *Bletia*, *Miltonia*) vertes de bonne heure, se développent à la lumière sur des milieux divers, paraissant se nourrir à la manière ordinaire des plantes vertes. Les unes comme les autres sont infestées ; les premières le sont plus largement, la tubérisation y est plus marquée, la formation de réserves plus précoce; chez les secondes l'infection est moins étendue, la formation de réserves est plus tardive mais il n'y a en somme entre les deux cas rien d'essentiellement différent, *si ce n'est justement que le mode de nutrition au début de la vie paraît différer*. Il n'est pas impossible que les plantules du second type absorbent directement au sol une partie importante de leur aliment ; c'est une question à laquelle il n'est provisoirement pas facile de répondre, mais en tous cas rien ne porte à croire que les champignons interviennent pour cela, le cas des graines de *Bletia hyacinthina* qui en semis stérile absorbent du sucre pour en faire de l'amidon, apporte à ce qu'il me paraît une preuve nouvelle du contraire.

Les prothalles et les plantules de Lycopodes se rattachent comme les plantules d'Orchidées à deux types différents dont le mode de nutrition ne paraît pas le même. Les prothalles étudiés par Bruchmann sont tuberculeux souterrains, évidemment holosaprophytes, largement infestés. Les prothalles du *Lycopodium cernuum* étudiés

Digitized by Google

par Treub sont aériens, de bonne heure verts infestés toujours mais d'une façon beaucoup moindre. Les plantules de la même espèce sont vertes aussi de bonne heure, elles dérivent d'un tubercule embryonnaire infesté, produisent plusieurs feuilles avant d'avoir des racines. Ces racines sont au reste adventives et toujours la racine principale manque. Treub, qui a parfaitement indiqué l'analogie remarquable qu'il y a entre ces plantules de *L. cernuum* et les plantules d'Orchidées, a été empêché d'en voir la portée justement parce qu'il recherchait dans le « saprophytisme » et non dans l'infection qu'il avait constatée la cause possible d'une telle dégradation organique. « Le *L. cernuum*, dit-il, n'est pas plus saprophyte que plante aquatique... il fuit plutôt les terrains riches en humus que de les préférer ; il croît souvent sur un sol très stérile. Aussi tant la plantule que le prothalle contiennent-ils beaucoup de chlorophylle » (1). Ce n'est pas en effet, à ce que je crois, dans un mode commun d'absorption des aliments qu'il faut chercher la cause de la convergence entre ces divers cas ; pour le moment au moins la présence de champignons endophytes est la seule particularité qui paraisse leur être commune.

Les faits que j'ai réunis jusqu'ici concourent à prouver que les phénomènes de tubérisation que normalement les Orchidées présentent sont des symptômes de l'infection normale de ces plantes par des Fusarium endophytes.

(1) *Annales de Buitenzorg*, T. 8, p. 26.

(A suivre).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

PUBLIÉS

SUR LES MUSCINÉES

DEPUIS LE 1er JANVIER 1895 JUSQU'AU 1er JANVIER 1900 *(Suite)*

7° *Harz.* — Parmi les espèces les plus intéressantes trouvées par M. Löske (1) dans le Harz et surtout dans la région du Brocken, il faut citer : *Ditrichum vaginatum* qui y paraît assez répandu, et souvent en compagnie de l'*Oligotrichum hercynicum*, *Didymodon spadiceus*, *Schistidium alpicola*, var. *rivulare*, *Tayloria serrata*, *Webera gracilis*, *Plagiothecium elegans*, etc.

8° *Brandebourg.* — M. Warnstorf (2), qui s'est occupé de l'étude des Muscinées de cette province, trouve qu'après toutes les explorations qui ont été faites, on devrait s'attendre à n'y plus rien rencontrer de nouveau. Il n'en est rien cependant, et les espèces les plus étonnantes par leur présence comme *Tayloria splachnoides*, *Tetraplodon mnoïdes*, *Webera elongata*, *Conomitrium julianum*, *Scleropodium Illecebrum*, *Philonotis affinis* s'y sont rencontrés depuis peu.

Le même auteur (3), dans une note préliminaire, annonce la découverte dans la province des espèces suivantes : *Philonotis rivularis*, *Tortella fragilis*, *Plagiothecium succulentum*, *P. depressum*, *Hypnum Haldanianum*, *Didymodon spadiceus*, *Cephalzoia elasticha*.

M. Loeske (4), qui a déjà publié avec M. Osterwald des recherches sur la flore bryologique des environs de Berlin, a continué ses investigations et donne dans une note de nouveaux renseignements ; à noter le *Reboulia hemisphærica* qui était douteux pour la région et dont la présence a été confirmée par l'auteur.

M. Warnstorf (5) a donné aussi une note sur la région de Niederlausitz, où l'on rencontre surtout des bruyères humides. L'auteur

(1) L. Löske : *Zur Moosflora des Harzes* (Zeitschr. der Naturwiss. Ver. des Harzes in Wernigeode, 1896, 10 pp.).

(2) C. Warnstorf : *Neue Beiträge zur Kryptogamenflora der Mark Brandenburg* (Bot. Ver. der Prov. Brandenburg, XXXIX, 1897, p. 25-38).

(3) C. Warnstorf : *Vorlaufige Mittheilung uber neue Moosfunde in der Mark* (Verhandl. des bot. Ver. der Prov. Brandenburg, XLI, 1899).

(4) L. Loeske : *Weitere Beiträge zur Moosflora von Berlin und Umgegend* (Verhandl. des bot. Ver. der Prov. Brandenburg, 1897, p. 99-103).

(5) C. Warnstorf : *Neue Beiträge zur Kryptogamenflora der Mark Brandenburg* (Verhandl. der Bot. Ver. der Provinz Brandenburg).

Digitized by Google

s'occupe principalement des Hépatiques qui n'avaient pas encore été trouvées dans cette région. Il donne quelques remarques critiques sur le *Riccia subinermis* Lindb. dont il distingue une variété *inermis* et une variété *crassa*, sur le *Riccia Lescuriana* Aust., avec les variétés *ciliaris* et *inermis*, sur le *R. Warnstorfii* dont il distingue aussi plusieurs formes. Du *Riccia ciliata* Hofm. il cite aussi une variété que Stephani avait rattachée à tort au *Riccia bifurca*. Une Sphaigne nouvelle est aussi décrite, le *Sphagnum aquatile*, du groupe *subsecundum ;* enfin deux Mousses nouvelles : *Brachythecium subfalcatum* et *Plagiothecium pseudo-silvaticum*.

9° *Poméranie*. — M. Ruthe (1) décrit trois espèces nouvelles de *Bryum* découvertes en Poméranie : *Bryum ammophilum*, *B. fissum*, *B. Winkelmanni*.

M. Warnstorf (2) expose les résultats de ses excursions en 1892 et 1894, dans le cercle de Pyritz (46 Phanérogames, 61 Mousses, 2 Sphaignes et 4 Hépatiques). Il décrit comme espèces nouvelles : *Brachythecium polygamum* et *Hypnum Madiinse*.

10° *Province de Prusse*. — M. Warnstorf (3) a exploré aussi les environs de Tuchel, dans la Prusse occidentale. Après avoir décrit d'une façon générale la flore des bois de Pins sur sable, des feuillus, des tourbières et des blocs erratiques, l'auteur cite plusieurs Hépatiques nouvelles pour la province : *Riccia sorocarpa*, *R. bifurca*, *R. Hueberiana*, *Lophocolea Hookeriana*, *Cephalozia media*. A propos des Sphaignes il s'étend surtout sur les groupes difficiles des *subsecunda* et des *cymbifolia*, et il donne une clef des espèces européennes. Une espèce nouvelle du groupe *cymbifolium* est décrite : *Sph. turfaceum*, et une autre espèce, le *S. centrale* C. Jens., est nouvelle pour la province de Prusse. Comme mousses nouvelles l'auteur décrit : *Fissidens nanus*, *Thuidium dubiosum*, *Brachythecium silvaticum* et *Bryum Duvalioides*.

Citons encore en passant deux notes : F. Kalmus : *Die Leber und Laub-Moose in Land und Stadtkreise Elbing* (Schrift. der Naturforsch. Ges. in Dantzig) et M. Grutter : *Beiträge zur Moosflora der Kreizer Schwetz* (Ibid., XI, p. 397-407); enfin pour la province de Posen : Miller : *Moose der Ungegend um Koschmin* (Zeitschr. der bot. Abtheil. des Naturwiss. Ver. Prov. Posen, 1899).

(1) R. Ruthe : *Drei neue in Pommern entdeckte Bryumarten* (Hedwigia, 1897, p. 383-387). — *Drei neue Bryumarten aus Norddeutschland und Bornholm* (Beiblatt zur Hedwigia, 1899, p. 117-121).

(2) C. Warnstorf : *Weitere Beiträge zur Flora von Pommern*. III. (Allg. bot. Zeitung zur System.... 1899-1900).

(3) C. Warnstorf : *Die Moor-vegetation der Tucheler-Heide und besonderer Berucksichtigung der Moose*. (Schrift. der Naturforsch. Ges. in Danzig, 1876 Heft. 2, 69 pp.).

Digitized by Google

10° Allemagne du Sud

1° *Alsace-Lorraine.* — M. l'abbé Friren (1) qui s'est mis à l'étude des Muscinées des environs de Metz, a réuni en un Catalogue toutes les espèces constatées par ses devanciers, par l'abbé Kieffer et par lui dans la Lorraine annexée. Ce consciencieux ouvrage permet d'avoir une vue d'ensemble sur une région intéressante, et qu'on peut considérer comme riche. On y trouve en effet, mentionnées, environ 240 espèces de Mousses et de Sphaignes, avec leurs stations, leurs localités et le nom des botanistes qui les ont signalées. On peut regretter cependant que l'auteur n'ait pas essayé à la suite de ce Catalogue de donner quelques idées générales sur la distribution des espèces.

2° *Grand Duché de Bade.* — Plusieurs notes de M. K. Müller (2) sont à citer pour cette région. Dans l'une d'elles, il énumère 74 Hépatiques pour lesquelles il a trouvé, en 1896 et 1897, des localités nouvelles. A noter une espèce nouvelle pour la région : *Mœrckia hibernica* Gottsche. Dans une seconde note, M. Müller (3) complète les renseignements donnés.

Enfin, le même auteur a étudié spécialement la flore bryologique de la région du Feldberg, près de Fribourg. C'est une région très riche en Phanérogames et en Cryptogames. Aussi sur 121 espèces d'Hépatiques connues dans le Grand-Duché, 96 se rencontrent au Feldberg, et sur 480 Mousses badoises, 295 sont connues dans la même localité. Dans la région des collines (400-550 m.) qui est peu étendue, il y a moins de Mousses intéressantes à signaler que dans la région montagneuse. Cette dernière (550-1200 m.) est tout à fait riche. Il faut dire aussi que les stations y sont très variées. La région subalpine (1200-1500 m.) est surtout intéressante par ses tourbières. Quelques espèces alpines se rencontrent entre 1200 et 1500 m.

M. Herzog (4) s'est occupé plus particulièrement des Mousses des environs de Fribourg. Dans une première note, il cite les localités de quelques espèces rares rencontrées par lui dans la Forêt-Noire, à une altitude de 1200 m. : *Grimmia torquata*, *elatior* et *funalis*, puis, au Schneiderkamin, *Oreoweisia serrulata* et *Amphoridium lapponicum*.

(1) A. Friren : *Catalogue des Mousses de la Lorraine et plus spécialement des environs de Metz et de Bitche* (Bull. de la Soc. d'Hist. nat. de Metz, 20e cahier, 2e série, T. VIII, 1898.

(2) K. Müller : *Beiträge zur Lebermoossflora Badens* (Mitth. des Badischen Bot. Ver., 1898, p. 1-16). — *Uebersicht des badischen Laubmoose* (Ibid., 1899, p. 81-103).

(3) K. Muller : *Moosflora des Feldberggebiete. Ein Beiträge zur Kenntniss des Badischen Kryptogamenflora.* (Allg. bot Zeitschrift für System., Florist., etc., 1898-1899).

(4) Th. Herzog : *Quelques Mousses intéressantes du Grand-Duché de Bade* (Revue biologique, 1878, p. 82).

Digitized by Google

A noter encore le rare *Neckera turgida* bien fructifié, et l'*Andreæa Huntii*.

Dans deux autres notes, le même bryologue énumère d'abord 180 Mousses qu'il a recueillies aux environs de Fribourg; les espèces les plus remarquables sont *Anomodon longifolius* en fruits, puis *Amblystegium Kochii* et *Pseudoleskea atrovirens*, var. *brachyclados*, nouveaux pour le Grand-Duché. Dans sa dernière note M. Herzog (1) énumère encore une douzaine d'espèces nouvelles.

Enfin M. Jack (2) relève quelques erreurs dans les travaux de M. K. Müller dans le détail desquelles nous ne pouvons entrer ici.

3° *Wurtemberg*. — Une note de M. F. Müller (3) sur la flore bryologique de la Souabe, que je n'ai pu analyser, est à citer pour ce pays.

4° *Bavière*. — Après un long silence, M. Geheeb (4), nous donne de nouveau le résultat de ses recherches sur la région montagneuse du Rhöngebirge. Bien que 400 Mousses eussent été déjà citées dans ce domaine floral, M. Geheeb en énumère neuf qui sont nouvelles pour la région.

Il est paru un travail de M. Kaulfüss (5) sur la bryologie du Jura franconien dont je n'ai pu prendre connaissance.

M. Röll (6) énumère les espèces intéressantes ou rares de Mousses et de Sphaignes de la Haute-Bavière. Il crée quelques variétés nouvelles.

M. Familler (7) s'est occupé principalement des Mousses de la Bavière centrale. Dans son introduction, il fait l'historique des travaux bryologiques pendant le dernier siècle, depuis Hoppe. Puis il fait une courte esquisse topographique de la région, qui appartient en grande partie au Jurassique. Certains marais cependant reposent sur le quaternaire. Le corps du travail contient l'énumération de 19 Sphaignes, 2 Andrééacées et 210 Bryinées.

(1) Th. Herzog : *Standorte von Laubmoosen aus dem Florengebiete Freiburg* (Mittheil. des Badischen bot. Vereins, 1898, p. 1-10 et 1899, 11 pp.).

(2) B. J. Jack : *Zu den Lebermoosstudien in Baden* (Mitth. der Bad. bot. Ver. n° 169).

(3) F. Müller : *Beiträge zur Moosflora der Schwabischen Jura* (Jahreshefte der Ver. fur Vaterl. Naturkunde in Wurttemberg, LIII, 184-190).

(4) A. Geheeb : *Bryologische Notizen aus dem Rhöngebirge, VI.* (Allg. bot. Zeitschrift fur System.-florist. Pflanzengeographie, 1898, p. 46-48).

(5) J. S. Kaulfüss : *Beiträge zur Kenntniss der Laubmoosflora des Nordlichen frankischen Jura und der austossenden Keuperformation* (Abhandl. der naturhist. Gesellsch. zu Nunberg, X, p. 81-114, 157-177).

(6) J. Röll : *Beiträge zur Laub und Torfmoosflora von Oberbaiern* (Hedwigia, 1899, p. 260-268).

(7) I. Familler : *Zusammenstellung der in der Umgebung von Regensburg und in der gesammt Oberpfalz bisher gefundenen Moose* (Denkscrift. des Kgl. bot. Gesellsch. in Regensburg, 1898, p. 1-47).

Digitized by Google

M. le Dr Holler (1) donne une description de la flore bryologique des environs de Memmingen, localité située à 597 m. d'altitude au pied des montagnes de l'Algau. Un torrent important, l'Iller, arrose cette région dont le sol est formé de roches variables, appartenant au *Nagelfluh* et à la mollasse, et aussi à des blocs erratiques calcaires provenant des Alpes. Des ravins ombragés, des forêts de Conifères et des Hêtres, des marais profonds, font de cette localité une des plus privilégiées.

Depuis longtemps, divers naturalistes, J.-B. Ehrhart, Göttlibe Ehrhart, C. L. Köberlin. etc. en avaient exploré et décrit la flore bryologique; les nouvelles recherches de M. Holler et de ses correspondants ont porté le total des Muscinées à 397. (70 Hépatiques, 21 Sphaignes et 306 Mousses.

(1) A. Holler : *Die Moosflora von Memmingen und benachbarten Oberschwaben* (Ber. der Naturw. Ver. für Schwaben und Nurnburg in Augsburg, 1898, p. 131-203).

(*A suivre*). L. Géneau de Lamarlière.

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE PHYSIOLOGIE ET DE CHIMIE

VÉGÉTALES

PARUS DE 1893 à 1900 (*Suite*)

Clautriau (1) a étudié les propriétés physiques et chimiques présentées par les divers glycogènes extraits des Champignons, des Levures et des tissus animaux. Il a pu montrer ainsi que c'est bien la même espèce chimique que l'on trouve dans les deux règnes, comme l'avait affirmé pour la première fois Errera en 1882.

Les glycogènes obtenus à l'état de pureté parfaite sont toujours des substances ternaires, non azotées, non combinées à des substances minérales quelconques. Ils forment dans l'eau des pseudo-solutions opalescentes; l'alcool, l'acide acétique, certains sels neutres ou basiques les précipitent; en outre, les réactifs qui sont sans action sur le glycogène animal se conduisent de même en présence du glycogène des végétaux.

La composition chimique des glycogènes est identique et répond chez tous à une même formule $(C^6 H^{10} O^5)^6 + H^{20}$. Ces corps sont fortement dextrogyres; leur pouvoir rotatoire est le même, en moyenne 189° 18.

Lorsque l'on soumet les différents glycogènes à l'action soit des diastases, soit des acides minéraux dilués et de la chaleur, les produits de décomposition sont les mêmes chez tous. La salive donne comme produit final probablement du maltose tandis que les acides engendrent du dextrose.

L'iode colore de la même façon tous les glycogènes. On sait que la coloration produite est brun-rouge et qu'elle disparaît sous l'influence de la chaleur alors que le refroidissement la fait reparaître.

Toutefois la coloration du glycogène des Levures est rouge-violet; en outre cette coloration ne disparaît pas à la même température que celle des autres glycogènes (excès de 8°). Ajoutons que la solution de glycogène de la Levure a une opalescence assez faible, que le glycogène

(1) Clautriau : *Étude chimique du glycogène chez les Champignons et les Levures* (Mémoires couronnés et autres Mémoires publiés par l'Académie royale de Belgique, LIII, 1895).

Digitized by Google

d'*Amanita* ne se précipite pas par l'alcool en grumeaux aussi légers que ceux du Bolet ou du Lapin et que la précipitation se fait mieux en forçant la quantité d'alcool.

L'auteur pense que ces différences, si légères qu'elles soient, ne peuvent être attribuées à des causes étrangères et qu'elles paraissent inhérentes à la nature même des glycogènes ; ceux-ci formeraient donc un groupe chimique à individualités peu distinctes, comme le pensaient autrefois Errera, puis Bœhmer et Hoffmann ; mais il est probable que certaines de ces individualités ne sont que des mélanges de produits résultant de modifications du glycogène et pouvant se trouver en proportions variables.

Enfin quelles conditions doivent remplir les hydrates de carbone pour être envisagés comme glycogène ? Clautriau pense que c'est la composition chimique qui dans ce cas est tout; les autres propriétés pouvant être plus ou moins marquées; ainsi la réaction par l'iode manque à l'achrooglycogène, certains glycogènes donnent avec l'eau des solutions non opalescentes.

La formule brute a été indiquée plus haut ; mais elle est probablement trop simple et doit se rapprocher plutôt de $n[(C^6 H^{10} O^5)^6 + H^{20}]$. Les différences que l'on constate dans les glycogènes proviendraient surtout de la valeur de n. En d'autres termes, les glycogènes différents seraient essentiellement des polymères, sans rejeter pour cela la possibilité de l'existence d'isomères proprement dits, dont le nombre peut être très considérable chez des molécules aussi complexes.

En attaquant le bois des Angiospermes (Bouleau, Chêne, Hêtre, Peuplier) à l'aide de la lessive de soude, on extrait une substance gommeuse qui n'existe qu'en très faible quantité chez les arbres verts (Pins et Sapins). Or le tissu ligneux des Angiospermes, ainsi que l'a montré autrefois Bertrand, contient 4 principes : la cellulose ordinaire, la vasculose de Frémy, une sorte de résine probablement phénolique, le lignol et la gomme de bois appelée *xylane*. Le même auteur (1) a trouvé que chez les Gymnospermes la xylane à peu près absente est remplacée par un hydrate de carbone tout à fait différent, la *mannocellulose*. Or, cette dernière substance manque chez les Gnétacées; le fait est intéressant si l'on se rappelle que ces plantes constituent un terme de passage entre les Gymnospermes et les Angiospermes.

Ishii (2) s'est occupé de la présence de la *mucine* chez les végétaux. On sait que si le mucus des animaux est protéique, celui des végétaux fait partie du groupe des substances hydrocarbonées. Dans les tubercules de *Dioscorea*, l'auteur a trouvé une matière visqueuse, facilement précipitable par l'acide acétique et se rapprochant beaucoup, par ses

(1) C. R., CXXIX, 1025.

(2) Coll. Ag. Tokyo. Bull., Vol. II, n° 9, p. 27.

Digitized by Google

propriétés chimiques, de la mucine de la bile. Les tubercules secs en contiennent environ 8 p. 100.

Le même auteur (1) a montré que la partie charnue des fruits du *Diospyros Kaki* contiennent beaucoup de dextrose et de lévulose, mais ni mannose, ni galactose. Quant à la graine elle renferme une substance blanche qu'il nomme *mannane*, laquelle serait un polyanhydride du mannose, sucre ne se rencontrant pas dans la partie charnue du fruit.

C'est cette même substance qui se trouve en grande abondance dans les racines comestibles d'une Aroïdée du Japon, l'*Amorphophallus Rivieri*. Ces racines sèches fournissent, selon Tsuji (2), 56 p. 100 de mannose. Les racines tuberculeuses de *Conophallus konyakii* en contiennent aussi selon Tsuji et Kinhosita (3).

G. de Chalmot (4) a retiré des germes d'orge ayant évolué à l'obscurité 60 à 90 p. 100 de matière fournissant du furfurol et contenant un *pentosane*, lequel donne bien un pentose par interversion.

Dans le Maïs, la proportion de pentosanes augmente avec la durée de la germination. Pour les Pois, il y a accroissement, puis diminution.

Rappelons que les pentosanes sont des corps à 5 atomes de carbone; la gomme de paille donne, par l'action de l'acide sulfurique étendu, des pentosanes (xylose, arabinose, etc.).

Hofmeister (5) a trouvé un procédé permettant de séparer exactement les hydrates de carbone cellulosiques (*hémicellulose*, *cellulose*, *vasculose*) des matières végétales.

Coss, Bevan, Smith (6) ont étudié la constitution des celluloses des Céréales. Signalons en passant l'important ouvrage de Tollens (7) sur les *hydrates de carbone* et qui intéresse à la fois puissamment le chimiste et le physiologiste.

Yoshimura (8) a étudié les mucilages de *Sterculia platanifolia*, *Colocasia antiquorum*, *Opuntia*, *Vitis pentaphylla*, *Œnothera Jacquinii*, *Kadzura japonica*. Celui des *Sterculia* est un mélange d'*arabane* et de *galactane* et il en est de même pour celui des *Œnothera* et des *Kadzura*; mais celui des *Colocasia* ne donne pas d'acide mucique par l'acide azotique, ne présente pas les caractères des pentoses et des mannoses, mais donne une ozazone identique à la phénylglucosazone. Selon Taylor (9), la gomme des sucreries produite par le *Leuconostoc mesenteroïdes* semble être de la *dextrane*.

(1) Ibid., p. 101.
(2) Ibid., p. 103.
(3) Ibid., p. 103.
(4) Americ. Chem. Journal, 16, 1894, p. 589.
(5) Land. Vers., XLVIII, 401 et L, 347, 362, 1897 et 1898.
(6) Journ. Chem. Soc., LXIX, 804, 1896.
(7) 1 vol., 772 p., Paris: Dunod, 1896.
(8) Bull. Coll. Ag. Tokyo, Vol. II, n° 4, 207.
(9) Louisiana Stat., 38, 2e Série, 1334.

Digitized by Google

Jacquemin (1) a été amené à penser que les feuilles, à différentes époques de la végétation, sont le siège d'une élaboration de principes immédiats que la plante utilise au profit d'autres organes, du fruit par exemple, soit dès qu'ils ont été formés, soit après les avoir tenus en réserve au moment voulu. Or les feuilles de bien des végétaux portant des fruits à saveur caractéristique n'ont, par elles-mêmes, rien qui puisse faire soupçonner en elles la cause de cette saveur bien définie. Selon l'auteur ces principes des feuilles pourraient bien être des *glucosides* qui, arrivant dans le fruit, y rencontrent des diastases qui les dédoublent en sucre et en *principes aromatiques caractéristiques de la saveur*. Effectivement, des feuilles de Poirier, de Pommier, de Vigne, mises à macérer avec des Levures donnent naissance à des produits aromatiques qui rappellent l'odeur du poiré, du cidre, du vin. L'odeur est d'autant plus prononcée qu'on opère au moment où les fruits useraient le plus activement de la réserve glucoside en vue de leur maturation. L'auteur s'est basé sur ces faits pour tenter d'améliorer des moûts en y ajoutant des extraits de feuilles provenant de cépages qui donnent d'excellents vins; des moûts pasteurisés, puis ensemencés et additionnés d'extraits de feuilles des régions de Saint-Émilion ont été mis à fermenter, ils ont donné un vin sans goût de terroir, fin et à bouquet accentué.

(1) C.-R. CXXV, 114 et CXXVIII, 369.

(*A suivre*). Ed. Griffon.

425 — Lille Imp. Le Bigot frères. Le Gérant: Th. Clerquin

Digitized by Google

VARIATIONS DE STRUCTURE

D'UNE ALGUE VERTE

SOUS L'INFLUENCE DU MILIEU NUTRITIF

par MM. L. MATRUCHOT et M. MOLLIARD

(Planches 7, 8 et 9).

On sait que des variations dans la nature de l'aliment déterminent des modifications parfois considérables dans la forme et la structure des organes des végétaux, particulièrement des végétaux inférieurs. Mais, à notre connaissance, l'action de l'aliment sur la structure du protoplasma et du noyau n'a jusqu'à ce jour été l'objet que d'un petit nombre de travaux.

En vue de recherches de cet ordre, nous avons fait choix, comme matériel d'étude, d'une Algue verte, le *Stichococcus bacillaris*, pour les raisons suivantes :

D'abord le *Stichococcus* est un organisme à éléments dissociés ; de la sorte l'action de la substance étudiée se fait sentir directement sur la cellule.

En second lieu, il s'agit d'une Algue, c'est-à-dire d'un organisme où la structure de la cellule est aussi complexe que chez les végétaux les plus différenciés, et où la présence de la chlorophylle assure un mode de nutrition semblable à celui des plantes supérieures.

En outre, parmi toutes les Algues, le *Stichococcus bacillaris* est une des rares espèces qu'on sache cultiver purement, à l'abri de tout microorganisme étranger, dans des conditions d'asepsie rigoureuse qu'il était indispensable de réaliser avant d'aborder une telle étude, car on conçoit quel trouble dans les cultures et quelle incertitude dans les résultats apporterait une Bactérie commensale, se nourrissant elle-même de l'aliment offert à l'Algue étudiée.

Digitized by Google

Enfin, parmi les espèces en petit nombre que, jusqu'à ce jour, on ait réussi à isoler et cultiver, le *Stichococcus* nous a paru être une des plus plastiques, et l'une de celles qui réagissent le mieux à l'action chimique du milieu. Il se développe abondamment dans les milieux les plus divers, à la lumière ou à l'obscurité, dans l'air humide ou dans l'eau, en surface ou en profondeur dans les milieux gélatinés, etc.

Le *Stichococcus* étudié a été recueilli sur une écorce d'arbre, où il constituait, mélangé à d'autres Algues, une abondante poussière verte. Par des réensemencements successifs et par la méthode des plaques, nous sommes arrivés rapidement à l'isoler et à le cultiver purement.

Le genre *Stichococcus* a été établi par Nägeli (1) pour une petite Algue verte rangée d'abord dans le genre *Protococcus* (*P. bacillaris* Näg.), mais qui diffère des *Protococcus* véritables par l'absence de toute formation de spores endogènes. Elle ne présente d'autre mode de multiplication qu'un cloisonnement transversal, avec dissociation plus ou moins rapide des cellules.

L'espèce qui fait l'objet de notre étude est, sans aucun doute, le *Stichococcus bacillaris* Näg. var. *major*. Il correspond très sensiblement à la description et aux figures que Nägeli a données du *St. major*, lequel, d'après Nägeli lui-même, n'est pas spécifiquement distinct du *St. bacillaris*.

La fig. 2 (Pl. 7) représente en *a* des individus provenant d'une culture superficielle sur milieu solide, se rapprochant autant que possible des conditions naturelles ; en *b* sont des individus de même structure, mais un peu plus petits, provenant d'une colonie profonde en milieu gélatiné (eau pure additionnée de gélatine à 15 %).

La forme normale de la cellule isolée de *St. bacillaris* est celle d'un bâtonnet cylindrique, en forme de boudin généralement rectiligne, parfois incurvé, d'une longueur variant de 10 à 15 μ, mais d'une largeur remarquablement constante, 5 μ (Pl. 7, fig. 2).

Sur milieux solides, on peut observer la disposition filamenteuse du *Stichococcus* : par croissance longitudinale et cloisonnement transversal, il se forme des filaments ; mais ceux-ci se morcellent

(1) Nägeli. — *Gattungen einzelliger Algen*. Zürich, 1849.

Digitized by Google

bientôt par gélification de la lame médiane des cloisons transversales. Dans les préparations montées en milieu liquide, la disposition en chaîne disparaît, les cellules s'isolent les unes des autres, et ce n'est qu'exceptionnellement qu'on retrouve deux individus encore accolés (fig. 2, *a*), la gélification de leur membrane commune n'étant pas encore achevée.

La cellule renferme en général un seul chloroleucite de couleur vert olive, allongé dans le même sens que la cellule, à contour tantôt régulier, tantôt plus ou moins anfractueux, selon la nature plus ou moins trabéculaire du cytoplasma voisin. Ce leucite est toujours aplati en forme de ruban et tapisse généralement la paroi de la cellule. Il n'a jamais présenté, dans nos cultures, aucune différenciation interne; en particulier, nous n'avons jamais observé trace d'un pyrénoïde, comme en figure Gay (1) dans trois espèces de *Stichococcus* (*St. dissectus*, *flaccidus*, *bacillaris*) (2).

(1) Gay. *Recherches sur le développement et la classification de quelques Algues vertes*, fig. 96 à 108. Thèse de doctorat, Paris 1891.

(2) Klercker (*), adoptant la manière de voir de Gay, considère la présence d'un pyrénoïde comme constante dans tous les *Stichococcus*: il fait même entrer ce caractère dans la diagnose du genre: « ein einziges rundliches Pyrenoid in der Mitte des Chloroplasten... »

Or il convient d'observer que Nägeli ne signale pas, dans l'espèce type qu'il a étudiée, la présence d'un corps différencié comme un pyrénoïde, mais seulement « dans les plus grandes cellules, vers la partie médiane, un espace vide de forme arrondie »; Nägeli désigne par là, nous semble-t-il, l'espace clair qu'on observe chez les individus où le leucite est formé de deux moitiés symétriques.

D'autre part, le *St. fragilis* (= *Arthrogonium fragile* Braun) est nettement dépourvu de pyrénoïde, ainsi que cela résulte de la figure donnée par Gay, d'après des échantillons authentiques.

En outre, le *Glœotila mucosa* qu'a étudié Borzi (**) et qui présente tous les caractères des *Stichococcus* est, lui aussi, dépourvu de pyrénoïde.

D'ailleurs, pour le *St. bacillaris* lui-même, Klercker constate que la structure du contenu cellulaire est la même que celle du *St. subtilis*; mais, quant au chloroleucite, dit-il, il y a de grandes différences; la couleur est beaucoup plus pâle et *le pyrénoïde est tout à fait indistinct;* enfin il n'y a pas d'amidon.

De plus, Klebs (***), à propos des idées émises par Borzi sur les affinités des *Hormidium* et des *Stichococcus*, fait remarquer qu'il y a entre les deux groupes une différence assez marquée: sans être absolument affirmatif, car il n'avait pas

(*) Klercker. — *Ueber zwei Wasserformen von Stichococcus* (Flora, t. 82, 1896, p. 98).

(**) Borzi. — *Studi algologici* II, 1895.

(***) Klebs. — *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen*. Iéna, 1896, p. 330.

Digitized by Google

Culture pure du *STICHOCOCCUS BACILLARIS* Näg.

Les méthodes de culture pure, dans des conditions d'asepsie rigoureuse, n'ont été appliquées aux Algues qu'à une époque toute récente ; encore ne réussissent-elles qu'avec un petit nombre d'Algues inférieures, surtout avec les Algues unicellulaires qui sont susceptibles de vivre dans l'air à la surface des substratums les plus divers.

La culture aseptique des Algues est en effet rendue difficile, du moins pour celles qui ont une vie purement aquatique, par la présence des innombrables Bactéries de l'eau ; celles-ci sont toujours entraînées par la membrane plus ou moins gélatineuse de l'Algue qu'on veut isoler, et ce sont elles qui très rapidement prennent le dessus dans les cultures.

à sa disposition d'échantillons de *Stichococcus*, Klebs croit pouvoir dire que « les cellules de *Stichococcus* ne possèdent pas de pyrénoïde. »

Senn (****) insiste également, à propos de diverses Algues vertes inférieures, sur la caractère important que constitue, pour la systématique de ces groupes mal définis, la présence ou l'absence de pyrénoïde.

Étant donnés ces faits, et attachant à la présence d'un élément tel que le pyrénoïde une importance plus grande qu'à des dimensions de cellules, qui, comme nous le verrons dans la suite, peuvent varier dans de larges limites avec les conditions de milieu, nous serions d'avis de considérer le genre *Stichococcus*, défini ainsi que l'a fait Gay, comme comprenant deux groupes d'espèces différant par un caractère important de la structure cellulaire :

a. — *Stichococcus* à leucite muni de pyrénoïde :
St. dissectus,
St. flaccidus,
St. fluitans,
St. subtilis ;

b. — *Stichococcus* sans pyrénoïde :
St. bacillaris avec ses quatre variétés,
St. fragilis.

Le premier groupe présente de réelles affinités avec les *Ulothrix*, dont il a été détaché par Gay à cause de l'absence de spores endogènes ; on pourrait peut-être considérer les quatre espèces qu'il renferme comme des formes stériles dérivant des *Ulothrix*.

Le deuxième groupe comprend des *Stichococcus* plus authentiques, sans qu'il soit d'ailleurs possible d'affirmer qu'on n'est pas là en présence de formes stériles d'autres Algues d'un groupe différent. L'espèce sur laquelle nous avons expérimenté appartient à ce dernier groupe. Nous la considérons, ainsi que nous l'avons dit plus haut, comme étant le *Stichococcus bacillaris* var. *major* Näg.

(****) Senn. — *Ueber einige coloniebildende einzellige Algen*. Bot. Zeitung, 1899.

Digitized by Google

A la vérité, la plupart des problèmes relatifs à la morphologie et au développement des Algues n'exigent nullement que la culture soit faite à l'abri des microorganismes, et tous les beaux travaux sur les Algues qui ont paru dans la seconde moitié du XIXe siècle montrent bien que, pour ces sortes de recherches, une telle condition n'est pas indispensable.

Mais lorsqu'il s'agit — comme c'est le cas pour le présent travail — d'étudier la structure des cellules dans des conditions parfaitement déterminées, et les variations que présente cette structure lorsqu'on fait varier ces conditions, il devient indispensable d'opérer sur des organismes cultivés purement. On ne saurait, en particulier, étudier l'action de l'aliment sur la cellule, si le milieu nutritif est envahi par des microorganismes (Bactéries ou Champignons) qui se nourrissent eux-mêmes de ce milieu et en modifient constamment la composition. Nous verrons d'ailleurs plus loin un exemple très frappant de ce fait : l'action d'un sucre sur la cellule est annihilée du fait de la présence d'une bactérie ; celle-ci consomme rapidement la totalité de la matière hydrocarbonée, et l'Algue, dont le développement est toujours très lent, n'a plus à sa disposition qu'un liquide non sucré.

Seule, par conséquent, la méthode des cultures pures permet d'aborder certains problèmes de morphologie ou de physiologie relatifs aux Algues.

C'est à Beyerinck (1) qu'on doit les premières tentatives, suivies de succès, de culture pure des Algues. Il cultiva sur milieux gélatinés diverses espèces : *Scenedesmus acutus*, *Chlorella vulgaris*, *Chlorosphaera limicola*, *Cystococcus humicola*, etc. Depuis, cet auteur isola et cultiva deux formes de *Stichococcus (St. major* et *St. bacillaris)* sans s'attacher d'ailleurs à leur étude microscopique (2).

W. Krüger (3) a retiré, du suc s'écoulant à la surface d'un tronc de *Populus alba* deux Algues vertes du groupe des Protococcacées : *Chlorella protothecoides* et *Chlorothecium saccharophilum*. Il a cultivé

(1) Beyerinck : *Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen* (Bot. Zeitung, 1890). — *Bericht über meine Kulturen niederer Algen auf Nährgelatine* (Centr. f. Bakt. und Paras., t. XIII, 1893).

(2) Beyerinck : *Notiz über* Pleurococcus vulgaris (Centr. für Bakt. u. Paras., 2e Abth., IV, 1898, p. 685).

(3) Krüger : *Ueber zwei aus Saftflüssen rein gezüchtete Algen* (Zopf's Beiträge z. Phys. u. Morph. nied. Org., t. IV., p. 91).

Digitized by Google

purement ces deux Algues et a étudié l'action de nombreux agents chimiques sur leur développement.

Tout récemment enfin, Chodat et Grintzesco (1) d'une part, Radais (2) d'autre part, ont indiqué des dispositifs spéciaux en vue de faciliter la culture pure des Algues inférieures.

CARACTÈRES MACROSCOPIQUES DES CULTURES

Le *Stichococcus bacillaris* a pu être cultivé avec la plus grande facilité dans des conditions très variées, en superficie sur des tranches de Pomme de terre, de Carotte, de Navet, de Potiron, sur divers milieux gélatinés, dans des liquides contenant diverses substances inorganiques ou organiques, alimentaires ou toxiques, enfin à l'intérieur même de milieux rendus solides par addition de gélatine, c'est-à-dire dans des conditions qui s'éloignent particulièrement des conditions naturelles de végétation. Nous avons surtout porté notre attention sur les modifications qui apparaissent à l'intérieur des cellules du *Stichococcus* suivant les conditions dans lesquelles celles-ci se développent, mais le seul examen de l'aspect offert par les cultures nous indique déjà que la nature de l'aliment agit profondément sur l'organisme que nous avons en vue.

Nous allons donc tout d'abord décrire les caractères macroscopiques des différentes cultures, sans avoir la prétention de présenter ces observations comme une étude concernant la nutrition des Algues, notre point de vue résidant, nous le répétons, dans les variations morphologiques subies par le protoplasma et le noyau quand la nature du milieu vient à être modifiée. Des différents modes de culture que nous avons employés, celui qui permet le mieux de comparer macroscopiquement le développement des colonies de l'Algue mise en présence des diverses substances alimentaires, est la culture en profondeur dans un milieu rendu solide par l'addition de gélatine ; aussi passerons-nous d'abord en revue les caractères offerts par l'Algue dans ces conditions de végétation.

(1) Chodat et Grintzesco : *Sur les méthodes de culture pure des Algues vertes* (Congrès intern. de Bot., Paris, 1900, p. 157).

(2) Radais : *Sur la culture des Algues à l'état de pureté* (Id., p. 163).

Digitized by Google

A. — Milieux gélatinés

La substance dont on veut étudier l'action sur l'Algue est dissoute dans de l'eau ordinaire, et à ce liquide on ajoute 15 °/o de gélatine ; on distribue ce mélange dans des tubes ordinaires de culture, de manière à ce que chaque tube en contienne une masse d'environ 4 cm. de haut ; puis, la stérilisation étant effectuée, on opère les semis en versant dans chaque tube, avec une pipette stérilisée, alors que le milieu gélatiné encore tiède n'est pas solidifié, une goutte d'une culture antérieure convenablement diluée. On agite fortement le tube de manière à répartir uniformément les individus de *Stichococcus* et on détermine la solidification rapide de la gélatine en refroidissant le tube sous un courant d'eau. On réparti ainsi d'une manière homogène dans les différents milieux de culture un nombre comparable d'individus.

Au bout de quelques semaines on commence à observer, dans le milieu gélatiné, des colonies sphériques, et le développement de celles-ci est très accentué après plusieurs mois. Les observations que nous allons relater se rapportent à des cultures observées 10 mois après le semis ; les différences portent sur l'intensité de la multiplication (nombre et taille des colonies) ainsi que sur la couleur. Nous prendrons comme premier exemple les colonies de *Stichococcus* qui se sont développées dans de l'eau ordinaire gélatinée, sans addition d'aucun aliment, et nous leur comparerons ensuite celles qui ont végété dans le même milieu additionné de diverses substances.

Eau ordinaire gélatinée. — Les colonies sont réparties dans toute la masse et sont aussi nombreuses dans le fond du tube qu'à la surface de la gélatine ; leur taille va en décroissant très régulièrement de la surface au fond de la culture, leur diamètre mesurant environ 150 μ vers la surface, 80 vers le fond ; leur couleur, lorsqu'on les observe par réflexion, est d'un beau vert franc, correspondant à une teinte intermédiaire entre les teintes 3 et 5 de l'échelle des teintes (Pl. 8, fig. 44).

Le fait que les colonies sont plus volumineuses dans le haut de la culture est évidemment en rapport avec une diminution graduelle de l'oxygène à mesure qu'on s'éloigne de la surface libre

Digitized by Google

du milieu gélatiné. Les deux observations suivantes en donnent, s'il en était besoin, une démonstration suffisante. Lorsque le milieu gélatiné se dessèche et vient à se fendiller ou à se détacher du tube, on observe un accroissement notable de toutes les colonies qui se trouvent au voisinage de la surface libre ainsi déterminée ; d'autre part, si un tube vient à se contaminer accidentellement, si par exemple un *Penicillium* se développe à la surface de la gélatine, toute végétation de l'Algue est empêchée, le Champignon retenant l'oxygène pour sa propre consommation.

Ce fait montre que si le *Stichococcus* n'a pas besoin pour se développer d'une grande quantité d'oxygène, il ne peut du moins vivre en anaérobie, ainsi que peut le faire, d'après les expériences de Beyerinck, le *Chlorosphaera limicola*.

Glucose (Pl. 8, fig. 43). — Si au milieu précédent on ajoute du glucose, par exemple 3 %, les caractères présentés par les colonies de *Stichococcus* sont, au bout du même temps, tout différents. Les colonies ne sont plus réparties dans toute la masse du milieu de culture et ne s'étendent en profondeur qu'à 1 cm. environ de la surface libre ; leur diamètre est beaucoup plus considérable que précédemment, variant de 200 μ pour les plus profondes à $1^{mm}5$ pour celles qui avoisinent la surface ; dès maintenant ces deux faits, développement plus considérable des colonies et absence de tout développement dans le fond de la culture, semblent être en corrélation ; on comprend en effet que les grosses colonies de la zone superficielle utilisent peu à peu l'oxygène qui pénètre dans la gélatine et n'en laissent pas arriver dans une région un peu éloignée de la surface, empêchant ainsi l'Algue de se développer dans cette région ; nous aurons l'occasion de remarquer plus loin qu'il en est presque toujours ainsi, bien que dans quelques cas la nature du milieu paraisse avoir également une influence sur la profondeur à laquelle les colonies peuvent s'accroître.

La couleur est aussi profondément modifiée ; les plus petites colonies du fond ont une teinte jaune d'or (teinte n° 1 de la fig. 44, Pl. 8), les plus grosses sont d'un vert très fortement jaunâtre (teinte n° 2) ; le glucose affaiblit donc dans une forte mesure la teinte verte de la chlorophylle, même lorsqu'on observe l'Algue en masse ; il produit un véritable étiolement.

Digitized by Google

Dans l'eau gélatinée, aucune colonie voisine de la surface ne devient assez volumineuse pour faire hernie à la surface de la gélatine et se mettre en contact direct avec l'air ; il n'en est plus de même pour le glucose à 3 °/₀ gélatiné ; les colonies superficielles deviennent très grosses (Pl. 8, fig. 41, *a*), et font saillie, enveloppées d'abord d'une mince couche du milieu gélatiné, dont elles se débarrassent bientôt vers leur partie supérieure ; au contact direct de l'air le développement s'accélère, et on observe à la surface de la gélatine des colonies cylindriques, dont la teinte est d'abord d'un vert jaunâtre uniforme, semblable à celui des colonies incluses dans le milieu, mais qui ne tardent pas à prendre dans leur partie terminale une teinte d'un vert plus franc, les individus superficiels se développant dans des conditions telles que la présence du glucose intervient de moins en moins ; la partie basilaire seule de cette petite colonie, celle qui est en contact plus direct avec le milieu sucré et qui s'accroît d'ailleurs plus rapidement, conserve sa couleur primitive.

D'abord rectiligne et perpendiculaire à la surface de la gélatine, cette colonie externe s'infléchit du côté où la croissance est la moins considérable (fig. 41, *b*), sous l'action de forces diverses agissant inégalement des différents côtés (pesanteur, lumière...) et il n'est pas rare que l'extrémité libre, se rapprochant de plus en plus de la surface du milieu de culture, ne prenne à nouveau contact avec ce milieu ; c'est ce qui est arrivé pour la colonie *c* de la figure 41, formant un arceau très net : elle a pris naissance en *d* et son extrémité d'abord effilée *e*, mise en relation directe avec le glucose, s'est manifestement renflée ; en même temps la couleur verte de cette région s'est atténuée et celle-ci a pris la teinte jaunâtre caractéristique des colonies qui sont en contact immédiat avec le milieu sucré ; à partir du moment où l'arceau a été constitué, il a été constamment soulevé par une croissance intercalaire s'opérant surtout aux deux points *d* et *f* où la colonie est en contact avec la gélatine.

Les caractères que nous venons d'observer pour les colonies développées dans une solution gélatinée de glucose à 3 °/₀ se retrouvent pour des cultures dans des milieux semblables, mais contenant des proportions différentes de glucose (1 °/₀, 8 °/₀, 12 °/₀). Chaque fois que du glucose se trouve dans un milieu nutritif, sa présence amène un développement intense et une coloration carac-

Digitized by Google

téristique des colonies ; c'est ainsi que dans du jus de Potiron gélatiné on remarque la même intensité de croissance, les mêmes colonies superficielles, et par suite le même arrêt de développement des colonies à une certaine profondeur, faute d'oxygène.

Lévulose. — Dans tous les autres milieux gélatinés dont nous allons étudier l'action, la substance alimentaire qui remplace le glucose entre toujours dans la proportion de 3 °/₀.

Dans une solution gélatinée de lévulose le développement est bien moins considérable qu'avec le glucose ; le diamètre des colonies, qui s'étendent à une profondeur moyenne de 1 cm., est environ de 500 μ pour les plus voisines de la surface et de 100 μ pour les plus profondes ; rarement on observe des colonies se dégageant de la gélatine pour devenir externes, mais plusieurs sont fortement étalées sous une mince couche de gélatine. Ce qui rapproche le plus des précédentes les cultures en milieu lévulosé, c'est leur coloration vert jaunâtre ; dans les deux cas la chlorophylle subit une réduction très apparente.

Saccharose (Pl. 8, fig. 42). — Les colonies s'étendent à 1 cm. 5 environ de la surface ; celles qui sont superficielles s'étalent légèrement, mais restent toujours incluses dans la gélatine ; le diamètre varie, suivant la profondeur, de 250 μ à 120 μ ; leur couleur est d'un beau vert franc (teinte n° 5 de l'échelle 44, Pl. 8).

Maltose. — Cultures assez semblables aux précédentes, le diamètre variant de 150 μ à 100 μ ; les colonies peuvent atteindre le fond du tube ; la couleur est très voisine de celles des colonies qui se développent dans le saccharose.

Lactose. — Les colonies sont réparties d'une manière très homogène dans toute la masse gélatinée ; les plus grosses, celles qui sont au voisinage de la surface, atteignant 200 μ, les plus petites mesurant à peine 20 μ ; pas de colonies étalées ; même teinte verte que pour les deux milieux précédents, mais légèrement plus foncée.

Mannite. — Ici encore on observe des colonies uniformément réparties dans toute la masse de la gélatine ou tout au moins très profondément ; leur diamètre oscille entre 400 μ et 150 μ ; coloration d'un vert franc très foncé, presque noir pour les plus grosses colonies.

Digitized by Google

Dextrine. — Les colonies, dont le diamètre varie entre 400 μ et 80 μ, n'atteignent jamais le fond de la culture, bien que leur taille ne soit pas plus considérable que celle des précédentes ; mais les colonies qui se trouvent près de la surface sont fortement étalées, quoique ne devenant jamais externes.

La couleur est d'un vert gai (teinte n° 3 de la figure 44), plus jaune que le vert des colonies développées dans le saccharose, le maltose et la mannite, et se rapprochant en cela du vert présenté par l'Algue en milieu glucosé.

Fécule. — Dans un empois de fécule gélatiné le développement est très homogène, les colonies étant réparties uniformément dans toute la masse, et leur diamètre oscille entre des limites très rapprochées, de 100 μ à 60 μ ; elles sont d'un beau vert franc très foncé rappelant la teinte que présente l'Algue dans l'eau ordinaire.

Inuline. — Dans une solution gélatinée d'inuline à 3 %, les colonies ne se développent guère à plus de 2 cm. de profondeur, leur diamètre variant de 150 μ à 100 μ ; leur forme est assez particulière : au lieu d'être exactement sphériques, elles offrent un contour irrégulier tenant à ce que l'inuline s'est solidifiée en partie en constituant un grand nombre de petits sphérocristaux ; ce sont ces derniers (dans lesquels l'Algue ne peut pas se développer) qui donnent au contour des colonies un aspect déchiqueté. La couleur de l'Algue est d'un vert gai, tout à fait comparable à celui que nous avons signalé dans le cas de la dextrine (teinte n° 3 de la figure 44).

Gomme. — Nous avons également semé l'Algue dans une solution de gomme arabique gélatinée : elle s'y développe assez bien ; les colonies voisines de la surface mesurent 600 μ de diamètre, les plus profondes s'observent jusqu'à 2 cm. environ de la surface et n'ont que 200 μ ; elles sont d'un vert franc très légèrement jaunâtre, se rapprochant de celui que nous avons signalé pour les cultures en milieu saccharosé.

Glycérine. — Cette substance apparaît aussi comme étant un aliment, car on observe, au voisinage de la surface, d'assez grosses colonies de 400 μ de diamètre environ ; le développement a lieu jusque dans le fond du tube de culture où les plus petites colonies n'ont plus que 20 μ : la couleur est d'un vert sombre (teinte n° 5 de la figure 44).

Digitized by Google

Peptone. — Colonies développées uniformément dans toute la masse et mesurant de 150 μ à 75 μ. Couleur très particulière, d'un vert olive (teinte n° 4).

Les caractères que nous venons de donner pour les cultures en milieux peptonisés sont ceux qui se rapportent à des tubes où le développement s'est montré homogène ; mais souvent nous avons observé que, du semis primitif ne subsistait, dans ces milieux, qu'un petit nombre d'individus, de 2 à 5 par exemple, qui donnaient alors naissance à de grosses colonies vert olive pouvant atteindre 1 mm. de diamètre. C'est un phénomène que nous retrouverons pour les milieux riches en sels minéraux et qui peut s'expliquer dans le cas présent par un fait accidentel tel que l'acidité du milieu.

En outre de cette première série de cultures dans lesquelles l'eau ordinaire constituait le milieu de comparaison, nous avons employé comme liquide nutritif type celui dont la composition indiquée par Molisch est la suivante :

Eau	1000
Azotate de potassium	0,2
Phosphate de calcium	0,2
Sulfate de magnésium	0,2
Sulfate de calcium	0,2
Sulfate de fer	traces

Ce milieu neutralisé par du carbonate de calcium est comme précédemment gélatiné à 15 % et on y ajoute les différentes substances dont nous venons d'examiner l'action. Les résultats sont tout à fait comparables à ceux que fournissent les cultures faites avec de l'eau ordinaire ; la seule différence consiste en ce que le nombre des colonies se montre toujours sensiblement moins élevé dans les cultures faites dans le milieu de Molisch que dans l'eau ordinaire, comme si un plus petit nombre des individus ensemencés pouvaient s'adapter à ce milieu ; il en résulte par contre que les colonies sont plus volumineuses. Quant à leur couleur il n'existe pas de différence appréciable entre deux cultures comparables des deux séries.

De ces observations faites sur les cultures en milieux gélatinés il résulte que l'intensité de la végétation et que la couleur des colonies sont assez variables suivant la nature de l'aliment. De

Digitized by Google

toutes les substances que nous avons employées, c'est le glucose qui se montre de beaucoup le plus favorable au développement du *Stichococcus*, qu'on le donne à l'état pur ou sous forme de jus de fruit tel que le jus de Potiron ; les colonies les plus grosses ont au bout du même temps un diamètre 10 fois plus considérable que dans l'eau gélatinée; puis viennent le lévulose dont l'action est semblable à celle du glucose, la dextrine et la gomme, la glycérine et la mannite, les saccharoses (saccharose, maltose, lactose), la peptone, enfin l'inuline et l'amidon dont l'action devient très peu apparente et avec lesquels le développement est de même ordre que dans l'eau ordinaire gélatinée.

La couleur est également dans un rapport très net avec la nature de l'aliment ajouté à l'eau ; la teinte naturelle de l'Algue est très peu modifiée par les saccharoses, qui nous apparaissent dès maintenant comme ayant une action très faible ou nulle sur le *Stichococcus ;* la glycérine et la mannite modifient peu la couleur ; dans la peptone la teinte est d'un vert olive très spécial; dans la dextrine, l'inuline et l'amidon, l'Algue acquiert une couleur d'un vert bleuté, moins accentué pour la gomme ; enfin le glucose et le lévulose provoquent l'apparition d'une teinte vert jaunâtre, pouvant paraître complètement jaune pour les petites colonies. Ces résultats se préciseront d'ailleurs par l'étude microscopique des cellules, qui seule pourra nous permettre de juger dans quelle mesure l'Algue réagit en présence des diverses substances nutritives qui lui sont fournies.

Ces résultats concordent dans leur ensemble avec ceux qu'ont obtenus antérieurement pour d'autres Algues vertes unicellulaires Beyerinck (1) et Krüger (2); l'action très nette des glucoses sur l'intensité du développement et sur le changement de coloration des colonies semble un fait très général pour tous ces végétaux inférieurs.

Quant au groupement des substances organiques rangées par ordre décroissant d'action sur le développement du *Stichococcus*.

(1) Beyerinck : *Culturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien.....* (Bot. Zeitg. XLVIII, 1890, p. 725).

(2) W. Krüger : *Beiträge zur Kentniss der Organismen des Saftflusses der Laubbäume* (Beitr. z. Phys. u. Morph. d. nied. Org. IV, 1894, p. 69).

Digitized by Google

il se trouve être sensiblement le même que celui qu'a indiqué Krüger pour le *Chlorella protothecoides*.

B. — Milieux superficiels.

Le *Stichococcus bacillaris* se développe avec la plus grande facilité à la surface des milieux les plus divers et les caractères que présentent les cultures varient également avec la nature chimique de ces milieux ; sur des morceaux de bois, sur des tranches de Pomme de terre, à la surface de milieux gélatinés, il forme des colonies pulvérulentes très comparables à celles qu'on observe dans la nature. Il se développe plus rapidement sur des substances plus riches en eau, telles que des tranches de Carotte ou de Navet, sur lesquelles il prend en huit jours un développement tout à fait comparable à celui qu'offrent les bactéries qui se multiplient le plus activement. Il présente alors une couleur vert sombre (Fig. 1 *a*, culture sur Navet) rappelant celle de l'Algue humide dans la nature ; le développement est d'autant plus abondant que l'humidité est plus considérable ; aussi la culture s'étale-t-elle beaucoup dans la région où la tranche de Navet émerge de l'eau qui se trouve dans le fond du tube ; c'est pour la même raison que l'Algue se multiplie activement dans les faisceaux vasculaires du Navet, qui se trouvent dès lors rendus très apparents par la coloration verte que leur communique le *Stichococcus* se développant à leur intérieur.

La culture de l'Algue est encore plus rapide sur des tranches de Potiron, où elle présente les mêmes caractères généraux, exception faite de la teinte qui est beaucoup plus jaune (Pl. 7, fig. 1, *b*) et rappelle celle que nous avons observée dans les milieux gélatinés contenant du glucose ; la cause est d'ailleurs la même, puisque le Potiron est très riche en sucre réducteur.

C. — Milieux liquides.

Nous avons également cultivé le *Stichococcus* dans des milieux liquides, constitués par de l'eau ordinaire à laquelle sont ajoutées les différentes substances que nous avons déjà introduites dans les milieux gélatinés. L'Algue se développe au fond des tubes avec une intensité variable suivant la composition du liquide, intensité

Digitized by Google

qu'on peut dans une certaine mesure apprécier par l'étendue de la colonie de *Stichococcus*.

Le résultat le plus net est encore ici fourni par les solutions de glucose; que la solution soit faite à 1 °/₀, 3 °/₀, 8 °/₀ ou 12 °/₀ le développement de l'Algue est sensiblement le même et dépasse de beaucoup celui qu'on observe dans l'eau ordinaire, où il est d'ailleurs assez faible. Dans le cas des cultures liquides il est très difficile de juger de la coloration vraie présentée par l'Algue, dont la teinte verte paraît d'autant plus foncée que l'épaisseur du dépôt est plus considérable; c'est ainsi qu'inversement à ce que nous avons observé dans les milieux gélatinés pour des colonies de diamètre comparable, le *Stichococcus* paraît beaucoup plus foncé dans les liquides additionnés de glucose que dans l'eau ordinaire; l'observation microscopique nous démontrera cependant que l'Algue subit toujours sous l'action du glucose une décoloration très marquée; nous ne tiendrons donc pas compte des indications fournies, au point de vue de la couleur, par les cultures en milieux liquides.

Nous avons, dans le cas du glucose, vérifié par des analyses que ce sucre agit bien comme aliment et que, par suite, les modifications cytologiques que sa présence entraîne ne doivent pas être rapportés à une action purement physique.

L'Algue a été ensemencée dans des ballons où avait été distribuée en quantités égales une même solution de glucose; certains ballons restaient comme témoins et n'étaient pas ensemencés; au bout de 5 mois le développement de l'Algue était abondant et on procédait au dosage du glucose.

Alors qu'un ballon témoin contenait 3,71 gr. de sucre réducteur, l'un des ballons où le *Stichococcus* s'était développé n'en contenait plus que 3,43 gr.; l'erreur dans le dosage par la liqueur de Fehling étant évaluée à son maximum, ces chiffres deviendraient pour le ballon témoin au minimum 3,63 gr. et pour la solution où a vécu l'Algue au maximum 3,50 gr.; en supposant que toutes les causes d'erreur d'analyse aient été défavorables, il reste donc encore 0,13 gr. de glucose assimilé.

Dans l'eau additionnée de lévulose à 3 °/₀ le développement est de même ordre que dans les solutions de glucose; la dextrine, l'inuline et la glycérine donnent naissance à un dépôt sensiblement

Digitized by Google

moindre que les solutions précédentes, mais encore un peu plus considérable que celui qu'on observe dans l'eau ordinaire ; pour tous les autres corps organiques dont nous avons indiqué l'action à propos des milieux gélatinés, le développement est tout à fait comparable à celui des cultures témoins ; il semble même plus faible, presque nul dans le saccharose et la mannite.

Les cultures faites dans de l'empois d'amidon à 3 °/₀ présentent un aspect tout particulier tenant à la nature physique du milieu ; dans l'empois d'abord homogène il s'effectue une superposition de couches qui se répartissent par ordre de densités, l'amidon se déposant au fond du tube, de l'eau absolument transparente se trouvant à la partie supérieure et ces deux zones étant séparées par une couche intermédiaire très aqueuse mais blanchâtre ; c'est uniquement entre cette dernière couche et la zone inférieure que se développe l'Algue, sous forme d'une lame mince, verte, très régulière.

C'est aussi vraisemblablement à la nature physique du milieu qu'il faut rapporter l'aspect des cultures dans les solutions de gomme à 3 °/₀ ; au lieu d'observer un dépôt régulier de l'Algue dans le fond du tube, la viscosité du milieu s'opposant à la réunion des différentes colonies, celles-ci restent beaucoup plus distinctes les unes des autres.

Influence de la concentration sur le développement.— Nous avons, d'autre part, cherché à comparer le développement du *Stichococcus* en milieux liquides lorsqu'on vient à changer la concentration de la substance dont on étudie l'action ; nous avons par exemple semé l'Algue dans des solutions aqueuses de glucose à des degrés de dilution très différents ; nous avons dans ce cas, comme véhicule, pris de l'eau pure (eau distillée du commerce redistillée à nouveau dans un alambic de verre) et y avons dissous 0,03 °/₀, 0,3 °/₀, 3 °/₀ et 6 °/₀ de glucose pur.

La solution la plus faible donne déjà un beau développement de l'Algue ; le *Stichococcus* se développe avec plus d'intensité dans la solution à 0,3 °/₀, sensiblement de la même façon dans la solution à 3 °/₀ que dans la précédente ; peut-être y a-t-il, avec la solution à 6 °/₀, un léger affaiblissement dans la multiplication.

Il est à remarquer ici que nous n'avons fourni directement à

Digitized by Google

l'Algue aucun élément minéral ni organique azoté ; il lui a suffi à cet égard des traces de corps minéraux qui peuvent provenir du verre du tube, et des substances azotées apportées par le semis, contenues dans l'air ou dans les produits employés.

Cultures dans des solutions purement minérales. — Inversement l'Algue peut-elle se développer dans un milieu ne contenant aucun aliment organique ? Nous en avons effectué des semis dans de l'eau chimiquement pure à laquelle nous avons ajouté l'un des sels suivants : azotate de potassium (0,06 °/₀), azotate d'ammonium (0,05 °/₀), azotate de calcium (0,15 °/₀), azotate de magnésium (0,15 °/₀), phosphate acide de calcium (0,15 °/₀).

Un seul de ces liquides a donné naissance à un développement, d'ailleurs peu abondant, c'est l'azotate d'ammonium. Les sels d'ammonium semblent donc constituer, dans les conditions de culture que nous venons de rapporter, une source d'azote pour le *Stichococcus*, alors que les azotates ne sont pas utilisés ; Krüger a reconnu qu'il en était de même pour une des Algues vertes qu'il a étudiées à ce point de vue, le *Chlorella protothecoides*.

Action de l'acide citrique. — Si à de l'eau pure on ajoute 0,003 °/₀ — 0,03 °/₀ — 0,3 °/₀ d'acide citrique, on constate que cet acide constitue un aliment pour l'Algue, mais à condition que la dose n'atteigne pas 0,03 °/₀.

Action du sulfate de cuivre. — L'Algue se développe également dans des solutions très diluées de sulfate de cuivre ; le développement est assez abondant dans des solutions à 0,0000005 °/₀ ou à 0,000005 °/₀, très faible dans des solutions à 0,00005 °/₀ et nul à partir des solutions à 0,0005 °/₀ ; il est intéressant d'observer que l'Algue, bien que ne se développant pas dans l'eau privée de toute substance chimique, se multiplie lorsqu'on ajoute à celle-ci une très faible quantité d'un corps qui, à une dose un peu plus forte (environ 0,01 °/₀), empêche toute végétation dans un liquide nutritif.

Action du chlorhydrate de quinine. — Un fait semblable se passe pour les sels de quinine ; dans l'eau chimiquement pure on n'obtient aucun développement pour une dose atteignant 0,01 °/₀ de chlorhydrate de quinine, mais l'Algue se multiplie quand le degré de concentration s'abaisse à 0,001 °/₀ ; à cette dernière dose l'activité végétative est d'ailleurs très faible.

Digitized by Google

Cultures a l'obscurité

En même temps que nous laissions l'Algue se développer à la lumière, nous avons placé dans l'obscurité complète une série de cultures comparables aux premières ; les tubes étaient maintenus à l'intérieur d'une boîte dont les parois ne laissaient pas passer de lumière et qui était elle-même placée dans une chambre noire. Nous avons vérifié qu'un papier photographique n'était pas impressionné au bout d'un séjour d'un mois dans la boîte.

Dans ces conditions l'Algue se développe encore bien ; on observe cependant pour toutes les cultures, en milieux gélatinés comme en milieux liquides, une différence légère mais appréciable dans l'activité de la multiplication, différence qui est en faveur des Algues placées à la lumière ; ce fait se traduit par un nombre plus petit de colonies dans les milieux gélatinés et par un dépôt un peu moins abondant dans les liquides. De même la coloration éprouve des variations, assez légères à la vérité, mais correspondant toujours à une intensité moins grande pour les cultures abandonnées à l'obscurité.

Cette production de la chlorophylle à l'obscurité complète n'est qu'un nouvel exemple venant s'ajouter à ceux que l'on connaît chez les Algues et même chez les végétaux supérieurs (1); Bouilhac a constaté, dans des cultures d'un Nostoc, un verdissement de la plante à l'obscurité et a vérifié avec Etard (2) qu'on est en présence de la chlorophylle. Artari (3) de son côté a montré que des gonidies de Lichens (*Chlorococcum Xanthoricae*) sont également capables de verdir à l'obscurité ; enfin Radais (4) avec une culture pure du *Chlorella vulgaris*, a pu observer également le verdissement de cette Algue à l'abri de la lumière et montrer par des analyses spectroscopiques qu'on est bien en présence d'une chlorophylle.

(1) Flahault : *Sur la présence de la matière verte dans les organes actuellement soustraits à l'influence de la lumière* (Bull. Soc. Bot. 1879, p. 249). D'Arbaumont : *Simple note sur la production de la chlorophylle dans l'obscurité* (Bull. soc. Bot. 1880, p. 89).

(2) Etard et Bouilhac : *Sur la présence de la chlorophylle dans un* Nostoc *cultivé à l'abri de la lumière* (C. R., t. CXXIV, 1898).

(3) Artari. Bull. Soc. imp d. Natur. de Moscou, 1899, p. 39.

(4) Radais : *Sur la culture pure d'une algue verte; formation de chlorophylle à l'obscurite* (C. R., t. CXXX, 1900, p. 793).

(*A suivre*).

Digitized by Google

ÉTUDE SUR LA PHOTOSYNTHÈSE ET SUR L'ABSORPTION

PAR LA FEUILLE VERTE

DES RAYONS DE DIFFÉRENTES LONGUEURS D'ONDE

par M. André RICHTER *(Fin).*

Passons maintenant aux expériences.

On voit clairement, d'après ce qui précède, comment elles étaient montées. Une feuille verte du *Bambusa,* dont l'épaisseur et la surface ont été préalablement mesurées, est introduite dans une éprouvette contenant un mélange de gaz d'une composition déterminée; grâce à la forme aplatie de l'éprouvette, il est possible d'introduire de larges morceaux de feuilles dans un volume de gaz relativement petit, ce qui, naturellement, est très avantageux pour faire ressortir les résultats. Les éprouvettes contenant les feuilles sont placées derrière les milieux colorés; on arrête toute autre lumière que celle qui traverse le milieu en recouvrant partiellement les éprouvettes avec du clinquant. On fait l'analyse du gaz à l'aide de l'appareil de Doyère; la quantité de gaz carbonique décomposé est rapportée au mètre carré; on détermine à part la quantité de gaz carbonique que la feuille exhale pendant l'expérience et qui entre, par conséquent, dans le bilan général.

En faisant la correction ci-dessus, on obtient pour la quantité de gaz carbonique décomposé les chiffres suivants :

Nature du milieu :	Eau	Bichromate	Cuivre	Permanganate
	1000	494	168	249
	ou	100	34.4	48

Lorsqu'on compare ces nombres exprimant le travail *constaté expérimentalement* avec les chiffres du calcul théorique fait en supposant exact le théorème de Lommel, on est frappé du rapprochement qui existe entre eux; il n'y a pas de doute que ces valeurs appartiennent à un même ordre de grandeur. Cette coïncidence

Digitized by Google

très rapprochée, obtenue par un procédé long et détourné, entre les chiffres expérimentaux et les chiffres théoriques n'indique pas encore, sans doute, que toute l'énergie absorbée donne, comme résultat, le travail d'assimilation ; les chiffres que nous venons de calculer ne sont que relatifs. Mais nous avons bien le droit de dire que *le travail produit par un rayon dans la feuille est proportionnel à l'énergie absorbée par cette feuille, indépendamment de l'endroit du spectre et de la longueur d'onde du rayon.*

Ainsi, la vérité du théorème de Lommel paraît très probable, quoique je le répète, la conclusion définitive ne puisse être fournie qu'avec le bolomètre, par la mesure directe de l'énergie qu'absorbe la feuillle verte.

Expérience N° 1

Durée totale, 5 heures. Soleil. Le 3/16 février 1899.

Milieux colorés : le bichromate — A.
le liquide bleu (solution du sel double, de sulfate d'ammoniaque et de cuivre) — B.

MILIEU A.

Mélange gazeux : 28,83 cm. cubes.

CO^2 — 6,17 %
O^2 — 18,94 %

Après l'expérience :

CO^2 — 0,0 %
O^2 — 25,6 %

Acide carbonique décomposé : 1,92 cm. cubes (déduit de la quantité de l'oxygène recueilli).

La surface de la feuille de Bambusa : 24,84 cm. carrés, d'où :

un mètre carré décompose 773 cm. cubes de CO^2.

MILIEU B.

Mélange gazeux : 36,032 cm. cubes.

CO^2 — 6,17 %
O^2 — 18,94 %

Après l'expérience :

CO^2 — 2,6 %
O^2 — 22,5 %

Digitized by Google

L'acide carbonique décomposé : 1,29 cm. cubes.

La surface de la feuille de Bambusa : 28,56 cm. carrés, d'où :

un mètre carré décompose 432 cm. cubes de CO^2.

A : B = 100 : 59

La décomposition de l'acide carbonique a été trop petite dans le cas de l'écran A, la feuille ayant utilisé avant la fin de l'expérience tout l'acide présent. Pas de correction relative au gaz acide carbonique exalé par la feuille.

Expérience N° 2

Durée de l'expérience : 6 h. 45'. Ciel couvert.

Milieux colorés : bicarbonate ... A.
liquide bleu ... B.
écran noir ..... C.

Mélange gazeux :

CO^2 — 22,23 °/₀
O^2 — 15,37 °/₀

Milieu A.

Surface de la feuille : 29,64 cm. carrés.

Atmosphère confinée : volume total : 38,42 cm. cubes,
contient CO^2 — 11,70 °/₀
O^2 — 25,06 °/₀

Acide carbonique décomposé : 10,53 °/₀ ou 4,5 cm. cubes.

Milieu B

Surface de la feuille · 29,12 cm. carrés.

Atmosphère confinée : volume total : 32,83 cm. cubes,
contient CO^2 — 18,95 °/₀
O^2 — 18,59 °/₀

Acide carbonique décomposé : 3,28 °/₀ ou 1,08 cm. cubes.

Écran C.

Surface de la feuille : 50,4 cm. carrés.

Atmosphère confinée : volume total : 21,1 cm. cubes,
contient CO^2 — 24,63 °/₀

Acide carbonique produit : 2,40 °/₀ ou 0,504 cm. cubes.

Digitized by Google

En rapportant au mètre carré, nous avons les chiffres :

Milieu A.	Milieu B.	Écran C (respiration).
1366	371	100

d'où, corrigeant les quantités du protosynthèse, nous avons :

A : B = 1466 : 471 = 100 : 32.

Expérience N° 3

Durée de l'expérience, en plein soleil, 4 h. 15'.

Milieux : bichromate ..... A.
liquide bleu..... B.
écran noir ..... C.

Mélange gazeux :

CO^2 — 47,81 °/₀
O^2 — 10,71 °/₀

Milieu A

Surface de la feuille : 30,24 cm. carrés.
Atmosphère confinée : volume : 28,48 cm. cubes,
contient CO^2 — 27,07 °/₀
Acide carbonique décomposé : 20,74 °/₀ *ou 5,91 cm. cubes.*

Milieu B

Surface de la feuille : 26,4 cm. carrés.
Atmosphère confinée : volume : 30,57 cm. cubes,
contient CO^2 — 42,37 °/₀
Acide carbonique décomposé : 5,44 °/₀ *ou 1,66 cm. cubes.*

Écran C

Surface de la feuille : 65,7 cm. carrés.
Atmosphère confinée : volume : 22,5 cm. cubes,
contient CO^2 — 50,06 °/₀
Acide carbonique produit : 2,25 °/₀ *ou 0,51 cm. cubes.*
En rapportant au mètre carré, nous avons les chiffres :

Milieu A.	Milieu B.	Écran C.
1954	629	77

et, en corrigeant les quantités de photosynthèse, nous avons :

A : B = 2031 : 706 = 100 : 34.

Digitized by Google

Expérience N° 4

Durée : 5 h. 30'. Ciel couvert.
Milieux colorés : eau distillée..... A.
bichromate..... B.
permanganate (au 1/10 °/₀).... C.
Mélange gazeux :

Co^2 — 47,81 °/₀
O^2 — 10,71 °/₀

Milieu A

Surface de la feuille : 23,7 cm. carrés.
Atmosphère confinée : volume, 24,64 cm. cubes,
contient CO^2 — 39,08 °/₀
Acide carbonique décomposé : 8,73 °/₀, ou *2,15 cm. cubes.*

Milieu B

Surface de la feuille : 21,17 cm. carrés.
Atmosphère confinée : volume 30,48 cm. cubes.
contient CO^2 — 44,27 °/₀
Acide carbonique décomposé : 3,54 °/₀, *ou 1,08 cm. cubes.*

Milieu C

Surface de la feuille : 22,5 cm. carrés.
Atmosphère confinée : 21,63 cm. cubes.
contient CO^2 — 45,44 °/₀.
Acide carbonique décomposé : 2, 37 °/₀, *ou 0,51 cm. cubes.*
Le mètre carré a décomposé :

Milieu A	Milieu B	Milieu C
907,	510,	227.

$$A : B : C = 907 : 510 : 227 = 1000 : 562 : 250.$$
$$B : C = 100 : 45.$$

Expérience N° 5

Durée : 3 h. 30'. Soleil, puis ciel couvert.
Milieux colorés : bichromate..... A.
liquide bleu..... B.
écran noir..... C.

Digitized by Google

Mélange gazeux :

CO^2 — 38, 48 °/₀

MILIEU A

Surface de la feuille : 14,82 cm. carrés.

Atmosphère confinée : volume : 19,38 cm. cubes.

contient CO^2 — 26,31 °/₀

Acide carbonique décomposé : 12,17 °/₀, *ou 2,359 cm. cubes.*

MILIEU B

Surface de la feuille : 15,12 cm. carrés.

Atmosphère confinée : volume : 18,73 cm. cubes.

contient CO^2 — 34,29 °/₀

Acide carbonique décomposé : 4,19 °/₀, *ou 0,786 cm. cubes.*

ÉCRAN C

Surface de la feuille : 33,88 cm. carrés.

Atmosphère confinée : 27,314 cm. cubes.

contient CO^2 — 39,12 °/₀

Acide carbonique produit : 0,64 °/₀, *ou 0,175 cm. cubes.*

En rapportant au mètre carré, nous avons les chiffres :

MILIEU A	MILIEU B	ÉCRAN C
1592	520	52

Et, en corrigeant les quantités du photosynthèse :

A : B = 1644 : 572 = *100 : 35*

Expérience N° 6

Durée : 6 h. Temps couvert.

Milieux : eau distillée; A., bichromate. B, permanganate. C, écran noir D.

Mélange gazeux : CO^2 — 38, 48 °/₀.

MILIEU A.

Surface de la feuille : 13,842 cm. carrés.

Atmosphère confinée : 16,09 cm. cubes.

CO^2 — 23,58 °/₀.

Acide carbonique décomposé : 14, 9 °/₀, ou *2,41 cm. cubes.*

Digitized by Google

MILIEU B.

Surface de la feuille : 13,84 cm. carrés.
Atmosphère confinée : 18,53 cm. cubes.
CO^2 — 32,12 °/₀.
Acide carbonique décomposé : 6, 16 °/₀, ou *1,141 cm. cubes.*

MILIEU C.

Surface de la feuille : 14,125 cm. carrés.
Atmosphère confinée : 15,23 cm. cubes.
CO^2 — 34,77 °/₀.
Acide carbonique décomposé : 3,71 °/₀, ou *0,565 cm. cubes.*

ÉCRAN D.

Surface de la feuille : 39,23 cm. carrés.
Atmosphère confinée : 26,93 cm. cubes.
CO^2 — 39,19 °/₀.
Acide carbonique produit : 0,61 °/₀, ou *0,164 cm. cubes.*
En rapportant au mètre carré, nous avons les chiffres :

A. — 1742.
B. — 825.
C. — 400.
D. — 42

et, en corrigeant les quantités de photosynthèse :

A. B : C = *1784 : 867 : 442.*
1000 : 490 : 248.
100 : 51.

Expérience N° 7

Durée : 7 heures. Soleil ; parfois couvert.
Milieux : eau distillée — A.
bichromate — B.
liquide bleu — C.
écran noir — D.
Mélange gazeux : CO^2 — 38,48 °/₀ .

MILIEU A.

Surface de la feuille : 15,8 cm. carrés.
Atmosphère confinée : 20.0 cm. cubes.
CO^2 — 24,26 °/₀
Acide carbonique décomposé : 14,22 °/₀, *ou 2,844 cm. cubes.*

Digitized by Google

MILIEU B.

Surface de la feuille : 15,8 cm. carrés.
Atmosphère confinée : 19,2 cm. cubes.
CO^2 — 31,66 °/₀
Acide carbonique décomposé : 6,82 °/₀, *ou 1,31 cm. cubes.*

MILIEU C.

Surface de la feuille : 12,5 cm. carrés.
Atmosphère confinée : 14,4 cm. cubes.
CO^2 — 36,39 °/₀
Acide carbonique décomposé : 2,09 °/₀ *ou 0,3 cm. cubes.*

ECRAN D.

Surface de la feuille : 33,8 cm. carrés.
Atmosphère confinée : 20,1 cm. cubes.
CO^2 — 39,74 °/₀
Acide carbonique produit : 1,26 °/₀, *ou 0,254 cm. cubes.*
En rapportant au mètre carré :

A — 1800
B — 829
C — 240
D — 75

D'où, en corrigeant, nous avons :

A : B : C = 1875 : 904 : 315
1000 : 429 : 168
100 : 35

(Laboratoire de Physiologie végétale de l'Université de Saint-Pétersbourg).

Digitized by Google

ÉTUDES SUR LA TUBÉRISATION

par M. Noël BERNARD (*Suite*).

CHAPITRE IV

ÉTUDE DE LA POMME DE TERRE

J'ai été amené à l'étude de la Pomme de terre, comme à celle de la Ficaire, par l'étude des Ophrydées. Mon but essentiel sera ici de montrer que le mode de végétation de cette plante est entièrement comparable à celui des Ophrydées et qu'on trouve dans ce cas nouveau une infection normale de même type. La possibilité d'une telle comparaison m'amène à faire l'hypothèse que l'*infection est une condition nécessaire à la formation des tubercules*. Cette hypothèse m'a été surtout suggérée par des arguments de Biologie comparée, les expériences que j'ai faites jusqu'ici concordent avec elle et elle me paraît d'autre part, grouper et coordonner d'une façon satisfaisante plusieurs faits antérieurement connus qui ne sont pas, pour le moment, coordonnés d'une autre manière. Ces raisons seulement m'engagent à oser, dès à présent, aborder une question dont la complexité m'est connue et que je n'espère résoudre définitivement que par des expériences plus précises que celles que je rapporterai. La réalisation de semblables expériences offre de grandes difficultés que je n'espère surmonter qu'avec le temps. Je crois au moins ne pas faire une œuvre inutile en abordant à un point de vue nouveau l'étude d'une plante dont il nous importe particulièrement de bien connaître la vie.

§ I. — Mode de végétation.

La durée de la végétation est assez largement variable pour les diverses variétés de Pomme de terre, le mode général en est le même pour toutes. Je prendrai ici pour exemple le développement

Digitized by Google

à partir des tubercules d'une variété hâtive, souvent cultivée pour l'obtention des tubercules de primeur, la variété « Marjolin ». Les faits que je veux mettre en évidence s'y présentent avec leur maximum de netteté.

On peut distinguer dans la végétation deux périodes successives comparables aux périodes que j'ai distinguées pour le développement d'une Ophrydée venue de tubercule : une *période de différenciation* et une *période de tubérisation.*

Période de différenciation. — Les tubercules récoltés pour la plantation ont une période de repos de quelques mois après laquelle la végétation reprend. Déjà dans les celliers aérés et éclairés où l'on garde ces tubercules sur des claies, leurs bourgeons se développent et se différencient, ils donnent des tiges renflées, longues de deux à trois centimètres ; les cultivateurs ont grand soin de laisser ce premier développement des bourgeons se faire normalement : la culture ne réussit bien que si l'on plante ces « tubercules germés » ; la plantation peut se faire en pleine terre au début d'avril. Pendant une période de trente à quarante jours après la plantation, la différenciation des bourgeons est à son maximum d'activité. Les tiges aériennes se développent, s'accroissent, donnent des feuilles nombreuses, et parfois des bourgeons floraux distincts. Des bourgeons de second ordre nés sur les tiges dans leur partie inférieure souterraine, évoluent en donnant des stolons grêles qui peuvent quelquefois se redresser et sortir du sol en donnant des rameaux feuillés. De ces stolons et de la base des tiges principales sortent des racines grêles, abondamment ramifiées, qui s'étendent au loin dans le sol. Jusqu'ici il y a eu différenciation active et régulière, l'aliment qui arrive à tous les bourgeons de la plante étant rapidement assimilé.

Période de tubérisation. — Un changement assez brusque se produit dans le cours de mai. Les bourgeons terminaux des jeunes stolons souterrains cessent de se différencier en tiges ; ils s'hypertrophient et forment des tubercules où est mis en réserve la plus grande partie de l'aliment qui afflue vers eux. La tuberculisation commence en même temps pour un nombre variable de jeunes bourgeons. Les bourgeons aériens, déjà hautement différenciés, sont à cette époque presque complètement arrêtés dans leur développement ; ils déploient encore les feuilles qu'ils avaient formées

Digitized by Google

et l'appareil aérien de s'accroît plus notablement ensuite. Il commencera à se faner dès la fin de juin. Cet arrêt de développement des bourgeons aériens se remarque d'une façon très nette par l'étude des bourgeons floraux. Quand ceux-ci ne sont pas apparus au moment où la tuberculisation commence, il ne s'en forme pas par la suite. Le plus souvent s'il en existe ils se fanent et tombent sans même s'épanouir ; rarement il y a des fleurs, presque jamais la plante n'arrive à produire de fruits.

L'analogie de ce cas avec celui des Ophrydées est assez claire pour que je n'y insiste pas. Les tubercules de Pomme de terre sont non des racines, mais de courtes tiges renflées à structure primaire, à parenchyme cortical et médullaire amylacé ; cette différence morphologique m'importe peu : dans les deux cas *les tubercules dérivent de bourgeons qui n'assimilent plus d'aliment qu'en faible quantité, font des réserves et cessent de se différencier en rameaux.*

Les deux périodes que je distingue sont caractérisées par deux modes d'évolution différents des jeunes bourgeons de la plante. Ici encore *ce fait doit être attribué non à un changement d'état de certains bourgeons, mais à une modification générale de l'état de la plante dont la tuberculisation des bourgeons est le symptôme essentiel.* Si au début de la première période on coupe le bourgeon principal, des bourgeons axillaires des feuilles de sa base se développent en rameaux feuillés. Au contraire si pendant la seconde période on coupe les jeunes tubercules, d'autres bourgeons de la base de la tige se développent en tubercules nouveaux. Tous les jeunes bourgeons dans la seconde période peuvent évoluer en tubercules et cela arrive, bien que plus rarement, pour les jeunes bourgeons de l'appareil aérien de la plante comme pour les bourgeons souterrains.

Chez les Ophrydées, une modification générale entièrement analogue se produit après l'infection des racines par un Fusarium ; j'ai recherché s'il y avait aussi chez la Pomme de terre une infection normale des racines précédant la tuberculisation. J'indique maintenant comment se poursuit à ce point de vue la comparaison entre les deux cas.

§ II. — Infection normale des racines de Pomme de terre

Les faits que pour les Ophrydées j'ai eu à mettre en évidence et à utiliser sont les suivants :

Digitized by Google

1° Il y a infection normale des racines par un Fusarium endophyte.

2° Les tubercules sont indemnes d'infection.

3° Il y a concordance de date entre la première infection des racines et le début de la tubérisation.

C'est successivement pour ces trois ordres de faits que je chercherai à établir une comparaison entre la Pomme de terre et les Ophrydées.

1° *Infection des racines.* — Je me suis procuré au mois de Juillet des pieds entiers de Pomme de terre portant de jeunes tubercules ; ces plantes provenaient de localités diverses et appartenaient à différentes variétés. Des racines de ces pieds ont été lavées à l'eau stérile puis abandonnées soit en boîtes de Pétri stérilisées, à l'humidité, soit dans des tubes stériles bouchés au coton sur des morceaux de tourbe humide. A partir des racines de tous ces pieds (l'expérience a été faite pour 6) j'ai obtenu ainsi le développement d'un Fusarium présentant avec les endophytes d'Orchidées et de Ficaire la plus grande analogie (fig. 1 à 3). Je dirai de suite que ce Fusarium ne paraît pas différer du *Fusarium Solani* qui est depuis longtemps connu comme contribuant à la pourriture des tubercules atteints de maladies diverses.

D'autre part les racines se montrent à l'examen microscopique pénétrées de mycélium dans leurs cellules corticales. Je m'en suis rendu compte en traitant comme j'ai dit des radicelles par l'hydrate de chloral combiné au bleu d'aniline et les examinant par transparence. L'infection est beaucoup plus comparable à celle de la Ficaire qu'à celle des Ophrydées. Les cellules corticales qui sont infestées sont irrégulièrement réparties dans l'écorce, elles ne forment pas de zone continue, elles sont plus abondantes en certains points des radicelles qu'en d'autres ; certaines radicelles en sont dépourvues. Les hyphes qui pénè-

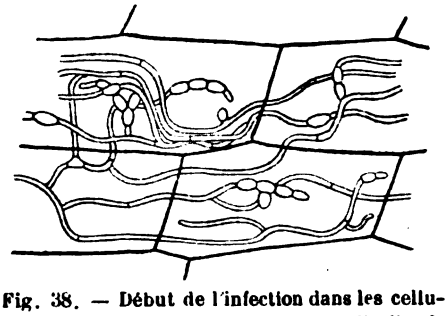


Fig. 38. — Début de l'infection dans les cellules corticales moyennes d'une radicelle de Pomme de terre ; grossi 340 fois.

Digitized by Google

trent dans les cellules se ramifient et peuvent former des pelotons très serrés. Souvent ils présentent des renflements en ampoules irrégulièrement disposés en chapelet (fig. 38). Je n'ai pas vu dans ce cas de masses de dégénérescence. Par le seul examen de radicelles isolées, l'infection paraît en ce cas beaucoup moins importante que chez les Ophrydées ; mais si l'on tient compte du nombre considérable des radicelles de Pomme de terre et de leur grand développement, on arrive à conclure que dans ce cas le développement total de l'endophyte dans la plante est sans doute plus important que dans celui des Ophrydées, dont les racines charnues, courtes et simples, sont infestées en chaque point d'une façon plus régulière et plus apparente.

Ainsi, pour les pieds que j'ai étudiés, il y a bien infection des racines pendant la période de tubérisation, et, ici comme chez la Ficaire, l'endophyte est un champignon manifestement très voisin des endophytes d'Orchidées. La recherche de l'infection par les méthodes que j'ai dites est assez délicate et longue pour que je n'aie pas pu espérer établir simplement par une statistique beaucoup plus étendue que cette infection est *normale*. A priori, il peut y avoir sur ce point, dans le cas de la Pomme de terre, plus de doute que dans tout autre : il s'agit d'une plante cultivée, qu'on change sans cesse de sol ; on ne peut guère admettre que tous les sols dans lesquels on la cultive sont infestés d'un même champignon. Ce qui me porte à croire que l'infection est normale, c'est que : *le Fusarium endophyte des racines existe normalement à la surface des tubercules sains ; il est transporté par ceux qui servent à la plantation et contamine le terrain où se fait la culture.* C'est ce que j'ai déduit des expériences qui suivent.

Des tubercules de diverses variétés (Marjolin, Richter imperator, Négresse, Saucisse), ont été lavés assez longuement à l'eau courante pour bien mouiller leur surface, et traités pendant quelques minutes par le sublimé à 1/100 pour détruire les germes superficiels accidentels. Après plusieurs lavages à l'eau stérilisée, ces tubercules ont été abandonnés dans des tubes stériles bouchés au coton, à l'humidité ; souvent, j'ai dû opérer ainsi sur des moitiés de tubercules ou sur des fragments superficiels. Après quelques jours, du mycélium se développe en certains points de la surface des tubercules ainsi traités, formant des îlots isolés les uns

Digitized by Google

des autres ; le mycélium prélevé en ces divers points est reporté dans des tubes ordinaires de culture sur Pomme de terre stérilisée où il continue à se développer. J'ai opéré sur 70 tubercules ou fragments de tubercules dont j'ai fait ainsi la flore mycologique. Les champignons obtenus appartiennent presque exclusivement à deux formes connues : le *Fusarium Solani* et le *Spicaria Solani*. Rarement j'ai obtenu d'autres Mucédinées qui pouvaient être considérées comme des impuretés. Le Fusarium et le Spicaria s'obtiennent à partir de presque tous les tubercules. Pour une dizaine des fragments de tubercules traités, je n'ai isolé que le Spicaria des cultures, sans avoir pu trouver de Fusarium ; à ne considérer que ce résultat brut, il y aurait à conclure que le *Fusarium Solani* existe sur les tubercules dans 6 cas sur 7 ; mais comme d'une part je n'ai opéré souvent que sur des fragments de tubercules, et que d'autre part le traitement préalable au sublimé a pu détruire le Fusarium dans quelques cas, il est entièrement vraisemblable que sa présence sur les tubercules est d'une fréquence plus grande encore.

L'extrême fréquence du *Fusarium Solani* sur les tubercules sains explique la présence presque constante de ce champignon dans les cas de maladies des tubercules. Régulièrement il contribue à la destruction des tubercules atteints de pourriture sèche ou humide ; il se comporte alors comme un parasite banal, et se développe sur les tubercules avariés, sans paraître être le parasite spécifique d'aucune de leurs maladies.

Ce Fusarium vit facilement en saprophyte sur des milieux de culture très divers. Je l'ai cultivé dans de larges tubes contenant du fumier de ferme stérilisé ; il contamine ce fumier rapidement et dans toute la masse. Il est ici à remarquer que, fréquemment, pour la culture des Pommes de terre on utilise le fumier en le répartissant par portions égales autour de chaque tubercule semence. Cette méthode que recommandait déjà Parmentier (1), est évidemment très favorable à la propagation du mycélium apporté par le tubercule. Mais il me paraît évident, quelque méthode qu'on emploie, que lorsqu'on plante des Pommes de terre un champ convenablement fumé, le *Fusarium Solani* s'y trouve ensemencé assez

(1) *Traité sur la culture et les usages des Pommes de terre, de la Patate et du Topinambour* (Paris, 1789).

Digitized by Google

largement pour que l'infection des racines puisse régulièrement se produire.

Les raisons que je viens de dire m'amènent à penser que pour les Pommes de terre l'infection des racines par le *Fusarium Solani* est un fait aussi fréquent que la production de tubercules (1).

2° *Non infection du parenchyme des tubercules.* — Les tubercules qui transportent le *Fusarium Solani* paraissent cependant être indemnes d'infection tout autant que les tubercules d'Ophrydées. Si l'on prélève aseptiquement des fragments de parenchyme vivant et qu'on les abandonne dans des tubes stériles à l'humidité, aucun développement de Fusarium ne s'y constate en général; or si l'on ensemence sur ces fragments vivants et stériles de tubercules des spores de *Fusarium Solani*, ce champignon s'y développe, bien que mal et pauvrement. *Il n'existe donc pas normalement dans le parenchyme des tubercules, qui paraît un milieu aseptique.* J'ai ainsi gardés aseptiques pendant plusieurs mois des fragments importants de parenchyme de Pommes de terre nouvelles; en opérant sur des tubercules gardés en cave depuis plus d'un an, je n'ai eu que rare-

(1) Je rappelle ici ce que j'ai dit, dans l'introduction de ce travail, sur la difficulté qu'il y a d'homologuer ou de différencier d'après leurs formes imparfaites les Fusarium endophytes. Ici, aussi bien par l'examen macroscopique des cultures que par l'examen microscopique, je n'ai pas vu de différence essentielle à établir entre les Fusarium obtenus de tubercules et ceux qui proviennent de racines. Cependant les différences d'ordre secondaire, telles que celles de pigmentation, rendent assez vraisemblable qu'il existe au moins des races diverses du *Fusarium Solani*. On remarquera dans les expériences que je rapporterai plus loin que j'ai obtenu des variations de rendement aussi bien avec les Fusarium venant de tubercules qu'avec ceux extraits de racines.

Sans aborder, pour le moment, les nombreuses questions mycologiques qui se posent ici, je dirai seulement un mot du *Spicaria Solani*. Cette forme imparfaite se développe sur les tubercules traités comme j'ai dit et apparaît dans les maladies presque aussi fréquemment que le *Fusarium Solani*. Il s'agit là de deux formes, faciles à distinguer pratiquement, mais que d'après leurs caractères morphologiques on peut juger être proches parentes. Ces deux formes se maintiennent en culture sans passer de l'une à l'autre. D'après Reinke et Berthold (*Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze*, Berlin 1879), le *Fusarium Solani* est une forme imparfaite d'un *Hypomyces*, le *Spicaria Solani*, une forme imparfaite d'un *Nectria*. Ces deux formes ascosporées, bien que voisines, sont distinctes. A partir de racines, j'ai obtenu une seule fois un Spicaria, cette forme ne doit donc pas appartenir à l'endophyte normal. Une expérience que j'ai faite, sur le type de celles que je donne plus loin, en contaminant largement le sol avec le *Spicaria Solani*, ne m'a montré aucune augmentation de précocité comparable à celle que l'infection par le *Fusarium Solani* produit.

Digitized by Google

ment un développement de Fusarium (1). Dans un but différent du mien, Matruchot et Molliard (2) ont ainsi préparé des tubes de culture avec du parenchyme vivant de Pomme de terre, qui restait aseptique.

Je pense que, pendant la période de repos des tubercules, le *Fusarium Solani* reste enkysté à l'état de filaments ou de spores dans les assises subéreuses externes, formées de cellules mortes ou pleines d'air. Dans ces assises de cellules on voit assez fréquemment des filaments mycéliens bruns qui sont sans doute une forme de repos du Fusarium (3). Cette localisation expliquerait au moins que le champignon résistât aux lavages par le sublimé, l'antiseptique ne pénétrant pas les cellules subéreuses gonflées d'air.

Quoi qu'il en puisse être, la présence du Fusarium sur les tubercules est certaine, et il ne pénètre pas normalement leur masse, ce qui m'amène à la conclusion que, *dans ce cas comme dans celui des Ophrydées, les tubercules sont, physiologiquement, indemnes.*

Dans ce cas comme dans celui des Ophrydés, j'attache une grande importance à ce fait. Il a pour conséquence que, au moins au début de la période de différenciation, quand les bourgeons s'accroissent aux dépens des réserves du tubercule, la plante qui n'a pas encore de racines n'est infestée, au point de vue physiologique, en aucune de ses parties.

3° *Rapport entre la date de l'infection et celle de la tubérisation.* — Chez les Ophrydées l'infection se produit aussitôt après la sortie des racines, elle est facilement constatable, de suite le jeune tubercule commence à se former ; il y a un rapport précis et facilement appréciable entre la date de l'infection et celle de la tubérisation.

(1) Je me suis servi de tubes de verre ouverts aux deux bouts, flambés au four, dont une des extrémités à laquelle on a conservé un calibre moindre qu'à l'autre peut servir directement d'emporte-pièce pour détacher un petit cylindre de parenchyme dans un tubercule fendu. On ferme à la lampe ensuite cette extrémité, l'autre reste bouchée au coton, on introduit de l'eau stérile avec une pipette flambée.

(2) Sur la culture pure du *Phytophtora infestans*, agent de la maladie de la Pomme de terre (*Bull. Soc. mycol.* t. XVI).

(3) Un champignon appelé par Kühn *Rhizoctonia Solani* forme souvent à la surface des tubercules des sclérotes brunâtres. En culture sur carotte ou pomme de terre il se développe mais reste stérile et forme des sclérotes nouveaux. Il ne paraît donc pas être une forme de repos du *Fusarium Solani*. Les filaments bruns irrégulièrement contournés de ce champignon se distinguent des filaments régulièrement cylindriques que j'ai observés plusieurs fois et dont je parle ici.

Digitized by Google

Ce rapport, dans le cas de la Pomme de terre, est moins facile à apprécier.

D'après ce que j'ai dit jusqu'ici, il n'y a pas infection de la plante au début de la période de différenciation, il y a normalement infection au cours de la période de tubérisation, mais on ne peut guère fixer une date précise d'infection surtout à cause de difficultés matérielles, je ferai seulement quelques remarques à ce sujet.

Les racines des Ophrydées restent simples et courtes, elles s'éloignent peu du tubercule, leur développement est très lent, l'infection atteint très régulièrement les assises moyennes de l'écorce. Les racines de Pomme de terre sont très longues, grêles, abondamment ramifiées, leur développement est très rapide, elles croissent dans le sol en tous sens en s'éloignant du tubercule semence ; l'infection y est bien plus irrégulière, manifestement elles ne sont pas atteintes par l'endophyte toutes à la fois. Le Fusarium apporté par le tubercule doit les atteindre peu à peu à mesure qu'il s'étend de plus en plus loin dans le sol. On ne peut pas chercher de concordance exacte entre la date de sortie des racines et la date d'infection. L'infection doit devenir progressivement de plus en plus importante vers la fin de la première période jusqu'au moment où la tuberculisation commence.

Il y a donc ici dans l'infection, selon toute vraisemblance, une certaine irrégularité ; de suite il est à remarquer que le mode de végétation de la Pomme de terre est moins régulier que celui des Ophrydées. « La récolte des Pommes de terre, dit Couturier, est sans contredit une des plus attrayantes... L'attention y est continuellement tendue : on marche à la découverte, car on se trouve dans l'inconnu. A chaque coup de crochet donné, on met à l'air un produit plus ou moins important par son abondance ou par sa beauté. Tantôt c'est un succès exceptionnel, tantôt c'est une complète déception. » (1)

Si, dans le cas de la Pomme de terre comme dans celui des Ophrydées, l'infection a bien un rapport avec la tubérisation, il est présumable que c'est à l'irrégularité plus grande de l'infection qu'est due la variabilité du mode de végétation plus considérable dans le premier cas que dans le second. Par les expériences que

(1) *Agriculture moderne*, 1896.

Digitized by Google

j'ai entreprises et que je vais rapporter, j'ai voulu savoir s'il en était bien ainsi et si en assurant une infection plus précoce et plus régulière des racines de Pomme de terre, on rendait plus réguliers la précocité et le rendement qui sont, dans les conditions ordinaires de la culture, assez largement variables.

§ III. — Cultures expérimentales.

Les cultures que j'ai réalisées ont le même principe général, j'indique tout d'abord ce qui leur est commun.

Je me suis servi pour la plantation de tubercules de la variété « Marjolin ». Cette variété hâtive a l'avantage de se prêter à des expériences dont la durée est courte. Les tubercules employées provenaient de la maison Vilmorin. Suivant l'époque de la plantation les bourgeons en étaient plus ou moins développés, ce qui expliquera la durée un peu variable des expériences. Dans chaque expérience tous les tubercules plantés étaient aussi comparables que possible, à bourgeons également développés.

Les cultures ont été faites soit en pots séparés, en serre tempérée, dans du sable siliceux fin et homogène provenant de la forêt de Fontainebleau (Exp. I et II); soit en pleine terre, à Fontainebleau même, dans un sol sablonneux homogène qui n'avait pas été récemment fumé et où il n'avait jamais été cultivé de Pommes de terre. (Exp. III et IV).

Dans chaque expérience les tubercules ont été répartis en deux lots égaux plantés comme suit :

Premier lot (infesté expérimentalement). — *Une contamination précoce et régulière des racines par le* Fusarium Solani *a été assurée :* j'ai placé pour cela au moment de la plantation, autour de la base du bourgeon d'où devaient sortir les racines, du mycélium abondamment développé en culture pure. Dans les expériences I et II je me suis servi de mycélium prélevé par raclage à la surface de fragments de Pomme de terre stérilisés, sur lesquels la culture pure avait été faite. Dans les expériences III et IV, le Fusarium a été cultivé dans de larges tubes contenant du fumier de ferme consommé, stérilisé. Le contenu d'un tube est placé autour de chaque tubercule. On introduit ainsi un seul microorganisme et une quantité minime de fumier (8 à 10 grammes par pied) réunie au même point.

Digitized by Google

Deuxième Lot (non infesté expérimentalement). — Aucun micro-organisme n'est ajouté à ceux que transporte le tubercule. La contamination doit se produire plus tard et plus irrégulièrement par suite seulement du développement des germes que chaque tubercule apporte. Dans les expériences I et II, la culture est faite en sable siliceux, milieu évidemment peu favorable à une rapide propagation du mycélium. Dans les expériences III et IV, le sol étant moins pauvre, la contamination peut se faire plus facilement, mais moins vite et moins régulièrement cependant que dans le cas où les racines trouvent dès le début de leur développement un sol largement contaminé. Dans ces deux dernières expériences, une quantité de fumier stérilisé égale à celle introduite avec le Fusarium pour le premier lot, est répartie dans le terrain où se fait la culture, mais non placée autour des tubercules (1). A part la condition de l'infection, il n'y a donc de différence entre les deux lots que pour la répartition d'une très minime quantité de fumier.

J'ai réalisé ainsi, toutes choses sensiblement égales d'ailleurs dans chaque cas :

Un premier lot à contamination précoce et régulière ;

Un second lot à contamination plus tardive et irrégulière.

La récolte a été faite soit au premier moment de l'apparition des tubercules (on en juge à l'aspect extérieur par l'apparition des bourgeons floraux sur la plupart des pieds), c'est le cas de l'expérience I, soit un peu plus tard (Exp. II et III), soit au moment où les tubercules sont habituellement récoltés pour être vendus comme primeurs, c'est le cas de l'expérience IV.

Voici la statistique des diverses expériences :

Expérience I

4 décembre 1900 à 3 février 1901.

Deux lots de 5 tubercules chacun (2) ; culture en pots séparés, dans

(1) Si l'on répartissait autour des tubercules du fumier stérilisé, on créerait par là même, un milieu éminemment favorable à la propagation des germes apportés par le tubercule et on se trouverait, au point de vue de l'infection, dans une condition bien peu différente de celle du premier lot. Le fait que les tubercules ne sont pas aseptiques, rend absolument illusoire de stériliser le sol. J'ai admis que dans les sols choisis comme j'ai dit, le *Fusarium Solani* n'existait pas, au moins abondamment.

(2) Huit tubercules pour chaque lot avaient été plantés. Au moment de la récolte, trois dans chaque lot n'avaient encore développé aucun des bourgeons de leur base ; ils ne donnaient de renseignement dans aucun sens ; je n'ai pas à en tenir compte dans la statistique.

Digitized by Google

du sable siliceux. L'infection du premier lot est assurée par du mycélium pur, obtenu à partir de racines de pieds tuberculeux de la même variété ; le sol ne contient donc aucun engrais. Les bourgeons des tubercules sont peu développés au moment de la plantation. L'expérience est faite en serre tempérée, la récolte effectuée au moment de l'apparition des premiers tubercules.

Au moment de la récolte, le développement des tiges principales est comparable dans les deux lots, elles ont de 50 à 80 cent. de haut, presque toutes portent des bourgeons floraux. Toutes ont des pousses de second ordre se développant à leur base sous terre, soit en stolons grêles, soit en tubercules. On fait le compte des pousses de chaque catégorie pour chaque pied. Le résultat d'ensemble est le suivant :

	Premier lot Infection régulière et précoce	Deuxième lot Infection irrégulière et tardive
Nombre total des pousses à bourgeon tuberculisé. . .	23	4
Nombre total des pousses développées en stolons grêles .	3	21

Dans le premier lot, tous les pieds portent des tubercules. Ces tubercules, à l'exception de deux, sont immédiatement appliqués contre la tige principale ; l'évolution des bourgeons en tubercules s'est donc produite dès le début de leur développement. Les trois pousses portées comme stériles sont des pousses très courtes dont l'état est douteux. *La tubérisation a été précoce et régulière.*

Dans le second lot, tous les pieds portent des stolons grêles atteignant jusqu'à 10 centimètres de long. Deux pieds seulement ont de petits tubercules formés tardivement à l'extrémité de stolons grêles ayant 4 à 5 centimètres de long. *La tubérisation a été faible, tardive et irrégulière.*

Le poids des récoltes des deux lots, à ce moment, est sans intérêt, j'ai négligé de le prendre. Il aurait été presque nul dans le second lot, le plus gros des quatre tubercules ne dépassant pas 1 centimètre de plus grand diamètre, et beaucoup plus grand dans le premier, le plus gros des tubercules formés atteignant 55 millimètres de long.

Expérience II

23 octobre 1900 à 2 février 1901.

Deux lots de 6 tubercules chacun, expérience exactement de même type que la précédente, mais de plus longue durée. La statistique comparable est la suivante :

Digitized by Google

	Premier lot Infection régulière et précoce	Deuxième lot Infection irrégulière et tardive
Nombre total de pousses à bourgeon tuberculisé	15	7
Nombre total de pousses développées en stolons grêles . .	2	10

Tous les pieds du premier lot portent des tubercules qui, à l'exception de 3, sont appliqués contre la tige principale.

Dans le deuxième lot trois pieds sur 6 seulement portent des tubercules, qui sont également appliqués contre la tige.

La plus longue durée de l'expérience (101 jours au lieu de 60) explique suffisamment que la différence entre les deux lots soit moins marquée que pour l'expérience I, les chances de contamination devenant avec le temps plus grandes pour le second lot.

De ces deux expériences je déduis que la formation des tubercules est plus précoce et plus régulière pour les plantes précocément et régulièrement infestées. Il n'est pas douteux que, si l'on laisse de telles expériences se poursuivre plus longtemps (1), les plantes du second lot finiront par se contaminer plus régulièrement. Il est clair aussi que dans ces conditions très voisines de celles de la culture ordinaire, elles finiront par donner des tubercules. Cependant il pourra persister, pendant quelque temps au moins, des différences appréciables par le nombre ou la grosseur des tubercules. Les expériences qui suivent ont été entreprises pour constater s'il existait bien des différences de cette nature et de quel ordre elles étaient à des stades plus avancés du développement. La statistique de ces expériences porte donc sur le nombre et le poids des tubercules.

Expérience III

29 avril 1900 au 2 août 1900.

Deux lots de 12 tubercules. Culture en pleine terre. L'infection du premier lot est assurée par du fumier contaminé avec un Fusarium de même origine que dans l'expérience I. Les tubercules plantés ont les bourgeons moyennement développés. Les tubercules produits dans

(1) On remarquera que la durée des dernières expériences n'est pas sensiblement plus grande que la durée des premières. A cette saison plus avancée, les bourgeons des tubercules qu'on plante sont notablement développés, la végétation a donc en réalité commencé, sans infection, bien avant l'époque de la plantation.

Digitized by Google

chaque lot sont récoltés séparément, comptés et pesés. Le résultat d'ensemble est le suivant :

	Premier lot Infection régulière et précoce	Deuxième lot Infection irrégulière et tardive
Nombre total de tubercules	81	69
Poids total de la récolte	871 gr.	360 gr.

Les tubercules des deux lots sont encore d'assez petite taille, mais beaucoup plus pour le second (poids moyen 5 gr. 2) que pour le premier (poids moyen 10 gr. 8). Ce qui vraisemblablement indique que la précocité a été plus grande pour le premier lot que pour le second.

Expérience IV

28 avril 1900 au 4 août 1900.

Deux lots de 40 tubercules. Conditions générales comparables à celles de l'expérience précédente, avec les deux différences suivantes : les tubercules employés ont des bourgeons bien développés à la lumière, le Fusarium servant à la contamination provient de tubercules de la même variété et non de racines (forme à mycélium abondant en culture et spores en Fusarium rares). La statistique comparable est la suivante.

	Premier lot Infection régulière et précoce	Deuxième lot Infection irrégulière et tardive
Nombre total de tubercules	368	273
Poids total de la récolte	6.650 gr.	5.260 gr.

La récolte est faite ici au moment où les tubercules, bien développés, sont vendables comme primeurs. Le nombre de tubercules, comme dans toutes les expériences précédentes, est plus grand pour le premier lot que pour le second. Mais il est à remarquer que la grosseur moyenne des tubercules est sensiblement la même (poids moyen d'un tubercule : premier lot 18 gr., second lot 19 gr.)

Ce résultat est facile à interpréter si on le compare à ceux des expériences précédentes, voici comment je le comprends : les tubercules pour les pieds du deuxième lot apparaissent plus tard (Exp. I), sont moins nombreux et d'abord plus petits (Exp. III). Dans la suite, les plantes du second lot ayant formé moins de tubercules, l'aliment qui arrive à chacun est proportionnellement plus considérable, ils grossissent plus vite que ceux plus nombreux du premier lot ; la différence de poids qui se constatait au début doit

Digitized by Google

s'atténuer. On remarquera qu'il y a encore pour le premier lot une augmentation du rendement en poids, qui est de environ 1/4. Cette différence s'atténuerait sans doute encore par la suite, si on laissait les tubercules arriver à complète maturité.

En récoltant les tubercules, il était facile de s'apercevoir que la diminution de leur nombre pour le second lot était bien due à ce qu'un certain nombre de bourgeons s'étaient développés en stolons stériles (1).

Les plantes du second lot ont plus souvent des stolons complètement stériles que celles du premier; pour beaucoup les tubercules se sont développés à l'extrémité de stolons grêles plus ou moins allongés. Les plantes de ce second lot sont, comme disent les agriculteurs, *plus coureuses et moins fertiles* que celles du premier. Il y a entre les plantes des deux lots une différence de port facilement appréciable lors de l'arrachage (2).

(1) J'ai fait avec soin la statistique à ce point de vue de la fréquence relative des deux modes d'évolution des bourgeons pour deux lignes de 10 tubercules chacune, prises dans l'un et l'autre lot. Cette statistique permettra de mieux apprécier les causes de la différence ; j'y tiens compte du nombre de tubercules développés précocement et appliqués contre la tige principale (tubercules non pédiculés) comparé à celui des tubercules apparus tardivement à l'extremité de stolons grêles antérieurement formés (tubercules pédiculés).

	NOMBRE DE			
	Stolons stériles	Tubercules	Tubercules pédiculés (tardifs)	Tubercules non pédiculés (précoces)
Premier lot	7	99	34	65
Deuxième lot . .	22	66	33	33

(2) Un point est à préciser ici : l'augmentation de précocité est un résultat de ces expériences que l'idée que je développe amenait à prévoir, mais il n'en est pas de même pour l'augmentation du rendement en poids. *A priori* il n'y aurait pas lieu d'admettre que cette augmentation de rendement soit une conséquence nécessaire de l'infection précoce. Une infection précoce et étendue des racines peut en effet être préjudiciable au développement de l'appareil aérien qui, en somme, fournit l'amidon. Pour la variété Marjolin, l'appareil aérien reste toujours assez peu développé, et dans mes expériences il l'était à très peu près également pour l'un et l'autre lot. Il y a ici une augmentation du rendement en poids, qui m'intéresse à peu près uniquement parce qu'elle paraît le résultat d'une tubérisation plus précoce et plus régulière. Mais il est parfaitement possible qu'une semblable augmentation ne se produise pas pour des variétés tardives qu'on récolte au moment de la parfaite maturité des tubercules, et qu'on ait pour ces variétés avantage à laisser le développement de l'appareil aérien se faire largement avant l'infection. *Je n'ai nullement, en un mot, la prétention de résoudre en général la question complexe du rendement des pommes de terre.* Certes, je suis convaincu que dans les expériences d'horticulture et d'agriculture, pour les cas que j'étudie ici et pour bien d'autres, il faudra un jour ou l'autre tenir compte des infections dont je recherche les effets, mais c'est là une question complexe que, pour le moment, je ne puis aborder.

Digitized by Google

Les conclusions que je tire de ces expériences sont en résumé les suivantes : *l'infection plus régulière et plus précoce entraîne une tubérisation plus précoce et plus régulière.* Pour les pieds régulièrement infestés, le nombre des bourgeons qui se tuberculisent est plus grand. Au plus grand nombre de tubercules correspond, en ce cas, un plus grand rendement en poids. La différence à ce point de vue, bien marquée tout d'abord, s'atténue par la suite, la croissance des tubercules étant plus lente sur les pieds qui en portent le plus grand nombre.

Les faits généraux sur lesquels je m'appuie pour comparer les Ophrydées et la Pomme de terre étant maintenant établis, je m'attacherai à montrer qu'on trouve des motifs nouveaux pour rapprocher ces plantes dans l'étude des conditions de leur culture ou de leur acclimatation.

(*A suivre*).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE PHYSIOLOGIE ET DE CHIMIE

VÉGÉTALES

PARUS DE 1893 à 1900 (*Suite*)

Les *acides organiques* de la série grasse ont fait aussi l'objet d'un certain nombre de recherches.

Lindet (1) a fait observer que les réactions qui permettent de différencier ces acides sont peu nombreuses, souvent d'un emploi incertain, que si l'on peut par exemple, grâce à l'insolubilité de son sel de potassium dans le mélange d'alcool et d'éther, caractériser l'*acide tartrique*, on se trouve plus embarrassé quand il s'agit d'isoler les autres acides et notamment les acides *citrique* et *malique* dont la présence est si fréquente dans les tissus végétaux. En étudiant les combinaisons de ces acides avec la quinine et la cinchonine, l'auteur a constaté que les sels qui en résultent et spécialement les sels acides, présentent dans l'alcool méthylique des différences de solubilité telles, qu'il est facile de distinguer l'acide citrique de l'acide malique et de les extraire des jus végétaux.

Nous avons signalé plus haut, au sujet du calcium, les recherches de Groom sur l'*acide oxalique*.

Berg et Gerber (2) sont revenus sur les acides organiques des Mésembryanthémées étudiés autrefois par Aubert. Mais pour étudier les acides citrique, tartrique et malique, ils ont employé des méthodes spéciales qui leur sont personnelles et une autre qui a été donnée autrefois par Mohler ; toutes ces méthodes sont basées sur les réactions colorées qui caractérisent les acides organiques cités plus haut.

Ces auteurs ont alors obtenu des résultats qui s'éloignent notablement de ceux d'Aubert. Selon eux, il n'est plus possible de dire que le seul acide organique des Mésembryanthémées soit l'acide oxalique, car dans les espèces qu'ils ont analysées, en opérant le matin en mars, les acides citrique et malique l'emportent de beaucoup sur lui, et même, dans une espèce, il fait complètement défaut.

(1) Lindet : *Caractérisation et séparation des principaux acides contenus dans les végétaux.* C.-R., CXXII, 1135.

(2) Berg et Gerber : *Sur la recherche des acides organiques dans quelques Mésembryanthémées.* Revue générale de Botanique, t. VIII, 295, 1895.

Digitized by Google

Matières organiques de la série aromatique. — MIELKE (1) soulève la grosse question du rôle des *tannins* dans le chimisme des plantes.

Les tannins, on le sait, doivent leur formation à l'acide gallique $C^6 H^2 CO OH \equiv (OH)^3$ et à ses isomères par déshydratation, quelques-uns comme l'acide ellagénique et l'acide ellagique à la fois par déshydratation et par oxydation.

Or rien de plus varié que tous les acides tanniques; c'est qu'en effet, il se produit des substitutions de radicaux de carbures d'hydrogène à des atomes d'hydrogène dans le noyau benzol, et des substitutions de radicaux acides à des groupes d'hydroxyle. Dans ce dernier cas on a des acides tanniques très stables, se transformant rarement en acide gallique. Quant aux acides galliques et à leurs isomères, ils deviennent facilement du pyrogallol ou de la phloroglucine en perdant de l'acide carbonique ou bien encore des anhydrides (acides tanniques) en perdant de l'eau comme le montre la formule suivante :

$$2\,\underbrace{[C^6H^2\,(OH)^3\,CO\,OH]}_{\text{acide gallique}} - H^2O = \underbrace{C^6H^2\,(OH)^3,\,CO^2,\,C^6H^2\,(OH)^2,\,CO\,OH}_{\text{acide tannique}}$$

Cette formule indique que l'acide gallique, acide phénol, s'éthérifie en se combinant à lui-même pour donner l'éther digallique ou tannin, avec perte des éléments de l'eau.

A côté des acides tanniques, qui peuvent être ramenés à des phénols triatomiques $C^6H^3\,(OH)^3$, il existe des corps analogues pouvant être ramenés à des phénols diatomiques $C^6H^4\,(OH)^2$. Ici, par exemple, l'acide protocatéchique $C^6H^3\,(OH)^2\,CO\,OH$ jouera le rôle de l'acide gallique. Aux acides protocatéchutanniques se rattachent un grand nombre de glucosides.

Pour l'auteur, les phénols avec leurs acides et leurs anhydrides, simples ou substitués, qui se rencontrent dans presque tous les végétaux et que l'on réunit sous le nom d'acides tanniques à cause des mêmes réactions qu'ils donnent avec les sels de fer et le bichromate de potasse, ont leur source dans les hydrates de carbone auxquels les phénols se rattachent comme glucosides. Or ces glucosides tanniques fournissent à la plante les matières incrustantes du bois. Alors les matières tanniques proprement dites ne seraient que les produits non employés du dédoublement des glucosides; les résines, les huiles éthérées seraient les produits terminaux de la métamorphose des tannins.

LÉO VIGNON (2) décrit un procédé de *dosage des tannins* différent de ceux qui ont été préconisés par Müntz et par Aimé Girard. Ce procédé est basé sur le principe suivant : Etant donnée une solution aqueuse de tannin, cette substance, à l'exclusion des autres corps qui l'accompagnent d'ordinaire (acide gallique, glucose), est absorbée facilement et

(1) Mielke : *Ueber die Stellung der Gerbsäuren im Stoffwechsel der Pflanzen* (Bot. Centralb., LIX, 280).

(2) C.-R., CXXXII, 369.

Digitized by Google

sensiblement en totalité par la soie décreusée ; il suffit de maintenir le mélange soie-tannin dissous pendant 4 à 5 heures à la température de 50 degrés centigrades et d'employer la soie en grand excès par rapport au tannin qui doit être en solution diluée. (5 gr. soie, 0gr 1 tannin dissous dans 100cc).

Gérard (1) a démontré autrefois que toutes les *cholestérines* retirées des Cryptogames appartiennent par leurs propriétés bien spéciales au groupe de l'ergostérine de Tanret et qu'elles sont bien différentes de celles qui proviennent des Phanérogames. L'auteur a continué ses recherches en étudiant les cholestérines de la Levure de bière, du *Mucor Mucedo*. du *Lobaria pulmonacea* et il a trouvé des résultats analogues aux précédents ; de même pour les cholestérines du Staphylocoque blanc et du *Fucus crispus*.

Bourquelot (2) a mis en évidence l'existence de l'*éther méthylsalycilique* ou salicylate de méthyle dans des plantes indigènes appartenant aux genres *Polygala* et *Monotropa*. Jusqu'ici ce principe n'avait été trouvé que chez les plantes exotiques *(Gaultheria procumbens, G. Leschenaultii, G. punctata, G. leucocarpa, Betula lenta, Polygala Senega)*.

Des fragments de tiges de *Monotropa* et des racines de *Polygala* possèdent la propriété de dédoubler l'amygdaline, ce qui indique que les organes renferment un ferment analogue à l'émulsine.

Le même auteur (3) a trouvé dans la gousse verte de la grosse Fève, de la *tyrosine*, de la *leucine*, de l'*asparagine*. Nous dirons plus loin que ces trois composés ont déjà été rencontrés dans les germes ou plantules de quelques Légumineuses. Nul doute que leur formation simultanée ne soit due, dans ces divers cas, à un processus identique — peut-être une sorte de processus digestif — que l'on voit se produire à une période où la vie de ces végétaux est très active.

Passons maintenant au groupe des *alcaloïdes*. On doit à Clautriau (4) un intéressant mémoire mettant au point un ensemble de questions concernant la nature et la signification physiologique des alcaloïdes végétaux.

Le groupe des alcaloïdes n'est pas un groupe chimique étroitement défini; mieux vaudrait, semble-t-il, attribuer au terme d'alcaloïde une signification plutôt physiologique. Sans doute, il y a beaucoup d'alca-

(1) Gérard ; *Sur les cholestérines des Cryptogames*, C.-R. CXXI, 723 et CXXVI, 909.

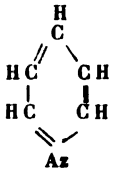
(2) Bourquelot : *Sur la présence de l'éther méthylsalicylique dans quelques plantes indigènes*. C. R. CXIX. 802.

(3) Journal de Pharmacie et de Chimie. 1er novembre 1898.

(4) Clautriau : *Nature et signification des alcaloïdes végétaux* (Ann. Soc. roy. des Sc. nat. et méd. Bruxelles, t. IX, fas. 2, 1900).

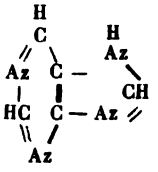
Digitized by Google

loïdes dérivés plus ou moins directement de la *pyridine* dont la formule est :



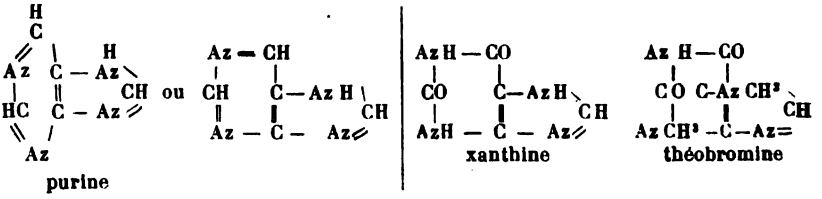
pyridine

Telles sont la nicotine, la pilocarpine, l'atropine, la cocaïne, la brucine, la strychnine, l'aconitine, la vératrine, etc.; mais contrairement à la conception étroite de Königs, il y a des bases naturelles ne contenant aucun noyau pyridique et que l'on ne peut ranger autre part que dans les alcaloïdes. Parmi ces substances, il faut citer, en première ligne, les alcaloïdes qui présentent des rapports étroits avec la xanthine et dont la caféine est le type principal. Or, la caféine, la théobromine, etc., sont des dérivés d'un radical organique à chaîne fermée auquel Fischer a donné le nom de *purine* qui a pu être isolé récemment et dont la formule est : (1).



purine

Cette purine peut engendrer par oxydation, la sarcine, la xanthine, l'acide urique et précisément les alcaloïdes du thé et du café sont des dérivés méthylés de la xanthine, comme le montrent les formules suivantes :



purine — xanthine — théobromine

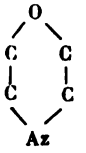
Au point de vue physiologique, les substances de la série purique présentent une importance considérable. Elles sont très répandues dans les deux règnes, les unes spéciales à l'un ou à l'autre de ceux-ci, les autres au contraire, communes aux deux séries d'êtres vivants. Chez les plantes ce sont toujours des dérivés chez lesquels existent des

(1) Fischer : *Synthesen in den Puringruppe* (Ber. d. deut. chem. Gesell. XXII, 435, 1899).

Digitized by Google

radicaux méthylés que l'on rencontre. Au contraire, chez les animaux, le radical méthyle est excessivement rare : il semble qu'il soit toujours rapidement oxydé. Par exemple, le plus oxydé dans la série purique, l'*acide urique*, se retrouve presque partout et, normalement, dans l'échelle animale. En traversant l'organisme, la caféine perd une partie de ses radicaux méthylés et doit être, sans aucun doute, l'origine de la monométhylxanthine trouvée par Salomon.

D'autre part, la morphine, qu'on avait cru pouvoir rapprocher du phénanthrène et considérer comme dérivant d'un noyau pyridique complexe voisin de l'acridine, serait plutôt constituée par un noyau spécial auquel on a donné le nom d'*oxazine*, noyau cyclique également, mais différent de la pyridine en ce qu'il renferme un atome d'oxygène dans la chaîne fermée comme le montre le schéma suivant :



De ce qui vient d'être dit il résulte qu'on pourrait peut-être appeler alcaloïdes toutes les bases naturelles dont l'azote est engagé dans un composé cyclique quelconque.

Mais alors où classer la colchicine qui ne paraît renfermer aucun noyau cyclique? Que faire de la choline très répandue dans les plantes, de la muscarine et de la bétaïne qui, d'après les dernières recherches sont des bases quaternaires du type de l'ammonium? Il y aurait donc, en dehors des alcaloïdes pyridiques, puriques, ozaziniques, en dehors de la colchicine dont la nature du groupement azoté n'a pu être déterminée jusqu'à présent, des alcaloïdes à chaîne ouverte ou aliphatiques.

Comme on vient de le voir, les recherches récentes ont considérablement élargi la signification chimique du mot alcaloïde qui s'applique maintenant aux catégories de substances organiques azotées les plus diverses. De ce fait, actuellement, dit Clautriau, c'est moins sa structure moléculaire, c'est-à-dire le côté morphologique, qu'il faut envisager d'abord chez l'alcaloïde, que son rôle dans la cellule vivante; la fonction physiologique doit donc en être le caractère le plus essentiel. L'auteur va même jusqu'à se demander si la triméthylamine du *Chenopodium vulvaria* résulte de l'anabolisme ou du catabolisme; si, par conséquent, comme nous le verrons plus loin, les composés végétaux à fonction amine ne pourraient pas être rangés parmi les alcaloïdes.

Le nombre des plantes chez lesquelles la présence d'alcaloïdes a été signalée, est déjà considérable, mais il est certainement bien au-dessous de la réalité. En effet, beaucoup de plantes n'ont fait l'objet d'aucune recherche spéciale, ou bien ces recherches sont restées sans résultat, soit que l'alcaloïde fût réellement absent, soit qu'il se trouvât

Digitized by Google

en quantités trop faibles, soit que les méthodes employées fussent peu favorables à leur extraction. Ajoutons que la plupart des méthodes dont se servent les chimistes pour rechercher les alcaloïdes ne conviennent, en général, qu'à l'extraction et à la caractérisation des bases pyridiques.

L'auteur passe ensuite en revue les différentes plantes à alcaloïdes; il montre qu'elles se répartissent entre tous les embranchements du règne végétal. Les bases de la purine semblent se retrouver partout, tandis que les bases pyridiques appartiennent plutôt aux Angiospermes et notamment aux Dicotylédones.

Les alcaloïdes se caractérisent au point de vue microchimique dans des tissus vivants (Molisch) à l'aide de l'iodure de potassium iodé, de l'iodure double de mercure et de potassium, de l'acide phosphomolybdique, de l'acide phosphotungstique, de l'iodure double de bismuth et de potassium, de l'acide picrique, de l'acide tannique, du bichlorure de mercure, du chlorure de platine, du chlorure d'or.

Ajoutons la méthode signalée récemment par Barth (1) qui consiste à faire agir l'iode ou le brome à l'état de vapeur sur les coupes à étudier. Avant même de conclure définitivement à la présence d'un alcaloïde, il est toujours indispensable, comme le recommande Errera, d'examiner comparativement des coupes fraîches et d'autres qui ont préalablement séjourné une ou plusieurs heures dans de l'alcool absolu contenant 5 p. 100 d'acide tartrique; cette macération enlève aux coupes tout leur alcaloïde et, dans ce cas, on ne doit plus obtenir aucune réaction.

L'auteur étudie ensuite les propriétés chimiques et la localisation de la caféine dans le Caféier et le Thé. Puis, par une série de recherches physiologiques, il a été amené à formuler les conclusions suivantes:

Contrairement à l'opinion de Heckel, l'alcaloïde ne disparaît pas au cours de la germination de la graine et n'est pas utilisé directement par la jeune plantule.

L'alcaloïde donné à la plante comme aliment azoté n'est pas utilisé. (Lutz.)

L'alcaloïde n'est pas un produit direct de l'assimilation. Il se forme toujours dans des endroits de grande activité cellulaire, où il résulte des transformations subies par les matériaux cytoplasmiques.

(1) Barth: *Studien ueber den mikrochemischen Nachweis von Alkaloïden in pharmaceutisch verwendeten Drogen* (Bot. Central. LXXV, n° 8, p. 225, 1898).

(*A suivre*). Ed. Griffon.

425 — Lille imp. Le Bigot frères. Le Gérant: Th. Clerquin

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LE

BOIS DE CONIFÈRES DES TOURBIÈRES

par M. L. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE

Au mois de juin 1900, j'eus l'occasion de visiter en compagnie d'un zélé botaniste, M. Devauversin, les marais de Saint-Gond. Ces marais s'étendent sur le bord occidental de la plaine champenoise, au pied de la falaise tertiaire qui s'élève entre Vertus-en-Champagne et Sézanne (Marne). Ils constituent la portion supérieure de la vallée du Petit-Morin, qui, traversant ensuite la falaise tertiaire à partir de Saint-Prix, va se jeter dans la Marne plus à l'Ouest. Les marais, établis sur un sous-sol crayeux, sont aujourd'hui en grande partie desséchés; mais certaines portions, plus basses de niveau, restent encore très marécageuses; la tourbe s'y est accumulée depuis des siècles et, en quelques endroits, en particulier à Vert-la-Gravelle et à Bannes, elle donne lieu à une exploitation encore assez active.

A côté des tas de tourbe, les ouvriers mettent à part de nombreux fragments de troncs d'arbres de taille variable. L'un d'eux que j'interrogeai sur la nature de ces fragments me répondit que c'était du « *bois de sapin* ».

Le terme de *Sapin* désigne pour les habitants de nos campagnes indifféremment les diverses espèces de Pins et de Sapins que l'on cultive communément. Je prélevai quelques échantillons, me proposant d'en faire l'étude au microscope et cette étude me confirma l'exactitude du diagnostic des ouvriers, j'avais bien affaire, sinon exactement à du bois de sapin, tout au moins à du bois provenant d'une Conifère et encore très reconnaissable.

Une première conclusion à tirer de ce fait, c'est que des Conifères existaient anciennement sur le sol champenois et qu'elles

Digitized by Google

ont laissé leurs traces dans les tourbières. Ceci ne fait d'ailleurs que confirmer la découverte faite par M. Fliche (1), en 1898.

Ce savant a en effet trouvé dans une ballastière, à 14 kilomètres de Troyes, sur la ligne d'Is-sur-Tille, des cônes de Pin silvestre, à un niveau où se rencontrent des molaires d'Éléphant. Ainsi donc à l'époque quaternaire les coteaux de la Champagne, par suite d'un climat convenable, étaient couverts de Pins silvestres, d'Épicéas, de Genévriers et d'Ifs. Plus tard, par un relèvement de la moyenne des températures, l'Épicéa disparut d'abord; au début de la formation de la tourbe, l'If disparut à son tour, puis le Pin silvestre. Et si actuellement les plaines de la Champagne sont couvertes d'immenses forêts de Conifères (Pins silvestres et Pins d'Autriche), ce n'est que grâce à un reboisement méthodique qui ne remonte pas au delà du commencement du XVIIIe siècle (2).

Le bois de Conifères ainsi extrait des tourbières est noirâtre; il se laisse facilement comprimer entre les doigts lorsqu'il est humide et présente à peu près la consistance d'un fromage dur. Desséché, il se réduit en poussière sans la moindre difficulté. Conservé dans l'alcool et même frais, il se coupe très aisément avec le rasoir et les sections sont faciles à examiner au microscope.

Ce bois présentait les caractères des troncs qui ont subi une certaine décomposition sous l'eau. Hervé-Mangon (3) a trouvé que le bois des pieux de fondation du pont de Méjin, coupés à $2^{m}50$ en contrebas de l'étiage, ne présentait à l'état humide aucune résistance ; desséché il éprouvait une forte contraction et reprenait une assez grande dureté. Il était d'un brun foncé et paraissait profondément altéré. Ce qui est intéressant pour cet échantillon c'est qu'on a une analyse chimique élémentaire. De cette analyse je ne retiendrai qu'une chose, l'abondance relative des cendres, 8, 105 °/₀. Alors que le bois frais n'en contient généralement que de 1 à 2 °/₀, la chaux et la silice en formaient la majeure partie (respectivement 1,155 et 5,575 °/₀). D'ailleurs dans toutes les analyses de

(1) Fliche : *Sur la présence du Pin silvestre* (Pinus silvestris L.) *dans les graviers quaternaires aux environs de Troyes* (Comptes rendus de l'Acad. des Sc., 1898, 11e sem., p. 1234).

(2) Cf. Bull. de la Soc. d'études des Sc. nat. de Reims, 1899, T. VIII, Procès-verbaux, p. XXV.

(3) Cf. Paul Charpentier : *Le Bois* (Encyclopédie chimique de Frémy, n° 86, 1890).

Digitized by Google

tourbe on constate une proportion de cendres plus forte que dans les végétaux à l'état frais.

Je n'ai pas encore pu trouver de tissu cortical (ou mieux du liège et du liber (en bon état, pas plus d'ailleurs que de la moelle en des formations de bois primaire. C'est donc uniquement sur les modifications du bois secondaire que porteront les recherches suivantes.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

I. Bois de Conifères récentes

Je rappellerai ici rapidement la structure du bois secondaire des Conifères, qui est assez uniforme dans tout le groupe. Il est en effet composé de trachéides ou cellules ligneuses à section transversale carrée ou rectangulaire, disposées en rangées radiales assez régulières. Çà et là, des rayons médullaires, formés d'une rangée de cellules courtes ayant leur grand axe disposé dans le sens radial, entrecoupent la masse générale, et, de distance en distance, sont répartis des canaux sécréteurs résinifères.

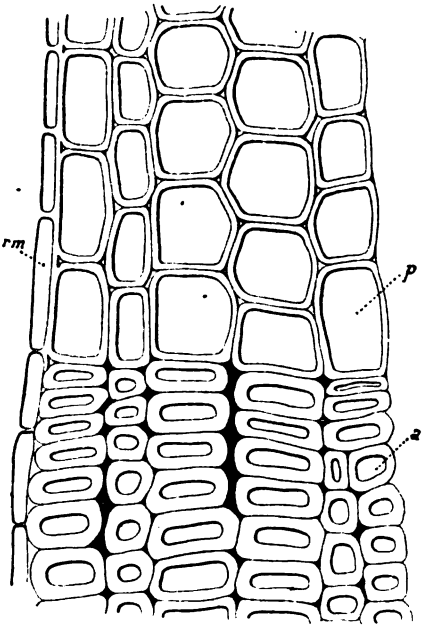


Fig. 39. — Coupe transversale dans le bois secondaire d'une Conifère récente, montrant les trachéides de printemps *p*, et les trachéides d'automne *a*. (On a omis, pour simplifier, les ponctuations aréolées.)

On reconnaît aussi avec beaucoup de facilité sur des coupes transversales du bois secondaire des couches concentriques alternantes de bois d'automne et de bois de printemps; les premières sont formées d'éléments plus petits, plus serrés, aplatis radialement

Digitized by Google

et à parois plus épaisses. Le diamètre de leur cavité est en conséquence beaucoup plus réduit que celui des trachéides de printemps où la paroi est moins épaisse, et dont la coupe est à peu près carrée (fig. 39).

Les coupes longitudinales montrent que les trachéides sont allongées, se terminent en pointe, et qu'elles portent sur deux de leurs quatre faces, les faces radiales, des ponctuations aréolées tout à fait typiques (fig. 42, A).

II. Bois de Conifères des tourbières

Sur des coupes transversales du bois de Conifères des tourbières examinées directement au microscope et sans aucun réactif, on retrouve très bien les trachéides quadrangulaires avec leur disposition en rangées concentriques et radiales. Cependant, il arrive fréquemment, dans certaines régions, que les rangées sont moins régulières ; elles sont plutôt diversement contournées. Ce fait indique avec beaucoup de netteté que les tissus examinés, après avoir perdu leur rigidité par macération dans la tourbière ont subi des compressions diverses ou se sont affaissés sur eux-mêmes, ce qui a produit un assez fort dérangement dans la disposition régulière des différents éléments (Fig. 40).

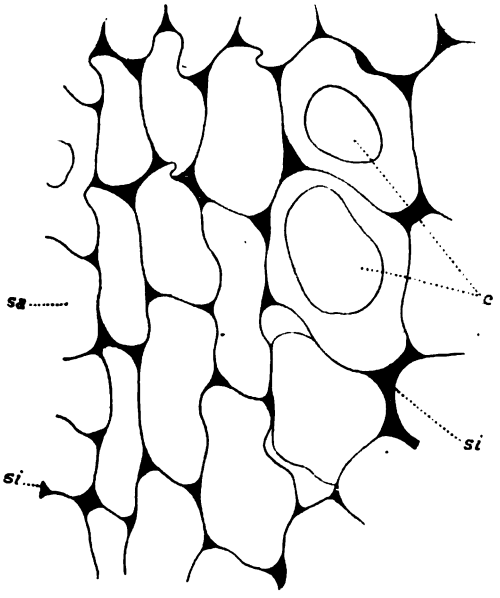


Fig. 40. — Coupe transversale dans le bois de Conifères des tourbières ; en *si*, la substance intercellulaire, en *sa*, la substance amorphe (remplissant plus ou moins la cavité, et çà et là les restes de cette même cavité, *c*. Le tissu a été assez fortement déformé.

Certaines couches du bois sont formées d'éléments plus petits,

Digitized by Google

plus serrés. Ces couches alternent avec d'autres où le diamètre des cellules est plus grand ; il est facile d'y reconnaître les zones alternatives du bois de printemps et du bois d'automne.

Il arrive aussi que les cellules soient complètement vidées et ne conservent même plus la substance amorphe décrite plus haut (fig. 40).

Les coupes longitudinales convenablement dirigées laissent voir l'allongement des cellules en fibres, et on reconnaît à première vue sur chacune de ces fibres une rangée longitudinale de ponctuations aréolées qui ont conservé leur aspect ordinaire moins le petit cercle central (fig. 42, B).

On reconnaît donc, à ne pouvoir s'y méprendre, toute la structure du bois secondaire des Conifères. Mais si les éléments, dans leur disposition et leurs traits généraux sont encore reconnaissables même pour un œil peu exercé, ils n'en ont pas moins subi des modifications profondes, qui frappent l'observateur au premier coup d'œil.

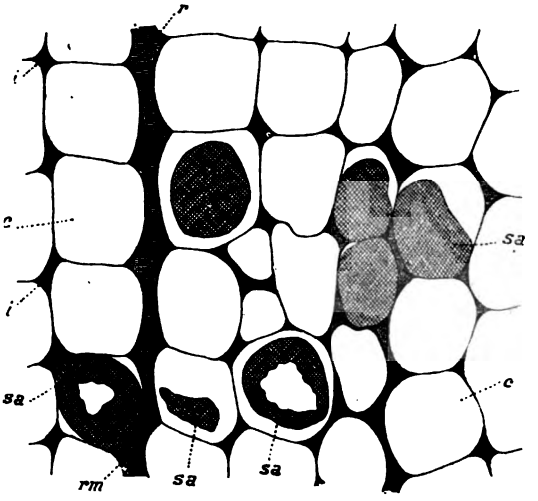


Fig. 41. — Coupe transversale du bois de tourbières montrant un rayon médullaire *rm*, des restes de substance amorphe *sa*, et un grand nombre de cellules vides.

Sur la coupe transversale, le contour des trachéides est marqué par une ligne brillamment réfringente, très mince aux endroits qui correspondent aux faces de la trachéide, mais qui, au niveau des angles, s'épaissit en triangles ou en polygones à côtés concaves. L'ensemble forme un réseau brillant qui tranche sur le fond de la coupe resté beaucoup plus opaque. Avant tout examen microchimique, et rien qu'à l'aspect extérieur de cette portion de la membrane, on reconnaît en ce réseau l'ensemble des lames intercellulaires.

Digitized by Google

Dans les mailles quadrangulaires ainsi nettement limitées par le réseau de substance intercellulaire, on constate, dans un grand nombre de cas, la présence d'une masse subopaque, brunâtre, à contours extérieurs un peu irréguliers, qui n'est pas, dans bien des cas, en contact immédiat avec le réseau réfringent (fig. 40 et 41). Ces masses ont, dans leur forme, quelque chose de l'aspect du protoplasme contracté dans l'intérieur de la cavité cellulaire par la glycérine ou une solution sucrée. Ce n'est point pourtant du protoplasme, mais seulement la portion interne de la membrane des trachéides qui, sur le vivant, est épaissie régulièrement, appliquée contre la face interne de la lame intercellulaire et qui limite en son centre la cavité de la trachéide. De réfringente qu'elle était, cette portion de la membrane cellulaire est devenue presque opaque, en se colorant en brun ; elle s'est détachée souvent de la lame intercellulaire et a dû subir une contraction, car en son centre, on ne voit plus, en général, de cavité. Ce dernier fait est peut-être dû aussi à un gonflement général accompagnant les modifications de cette partie de la membrane.

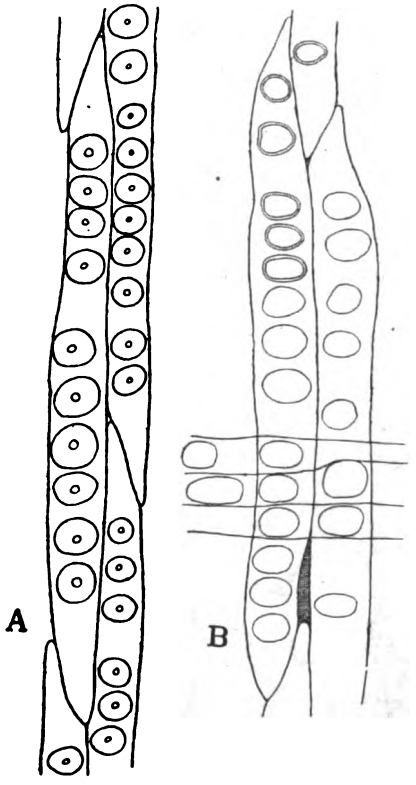


Fig. 42. — En A : coupe longitudinale dans le bois de Conifère normal, montrant les ponctuations aréolées. En B : coupe longitudinale dans le bois de Conifères de tourbières, montrant aussi les ponctuations.

Il arrive quelquefois, surtout dans certaines régions, que cette masse montre encore en son centre des traces d'une cavité. La masse amorphe prend alors un aspect annulaire (fig. 40, 41 et 43). Enfin, ailleurs encore, la substance amorphe conserve mieux l'aspect

Digitized by Google

qu'elle possédait à l'état frais; ses contours extérieurs sont encore en contact avec la lame intercellulaire; la cavité centrale est alors quelquefois remplie d'un magma assez opaque où on reconnaît des granulations extrêmement fines qui sont des bactéries (fig. 43). M. B. Renault (1) a en effet montré que la tourbe et surtout le bois extrait des tourbières, contient beaucoup de ces microorganismes.

De distance en distance, tantôt isolées, tantôt par groupes de 2 à 6, rarement plus, se trouvent des cellules vides, à parois uniformément épaissies et très réfringentes qui paraissent être en continuation directe avec le réseau intercellulaire. La nature de ces cellules reste encore à définir (fig. 44, *a*). Elles correspondent probablement à des éléments qui sont restés à peu près intacts.

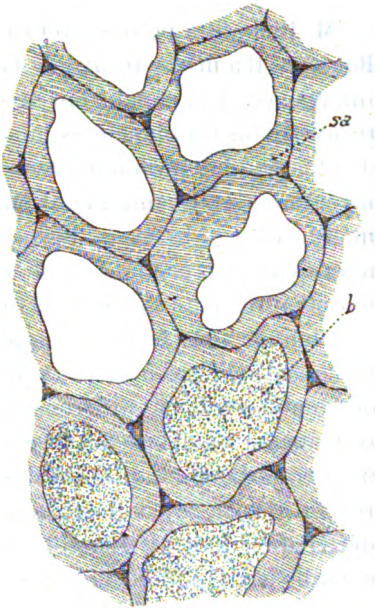


Fig. 43.— Coupe transversale du bois de tourbières, montrant la cavité des cellules occupée par un magma contenant des bactéries, *b*.

Les rayons médullaires sont peu visibles dans les coupes transversales, au moins dans leurs détails; ils apparaissent seulement comme des lignes sombres assez larges, sans structure définie.

Les canaux résineux se rencontrent aussi çà et là; mais les cellules qui les entourent, plus délicates que les trachéides, ne laissent que des restes informes où l'on ne distingue plus rien.

Il existe aussi dans certains fragments du bois secondaire des trous arrondis, plus grands que les canaux résineux; ils sont formés nettement par érosion des cellules voisines; leur origine est due, selon toute vraisemblance, à quelque animal, larve

(1) B. Renault : *Sur la constitution des tourbes* (C. R. des séances de l'Acad. des Sc. 1898, T. CXXVII, p. 825).

(1) B. Renault: *loc. cit.*

Digitized by Google

d'insecte ou autre, qui a attaqué le bois à une époque qu'on ne peut définir.

Telles sont les modifications morphologiques qu'a subies le bois des tourbières. On voit que pour la lame intercellulaire, à part les déformations apportées par la compression, elles sont nulles, et que pour le reste de la membrane elles sont au contraire très importantes. En somme, dans ces fragments, il n'y a plus que la membrane intercellulaire qui donne quelque cohésion à la masse. Si l'on supprimait celle-ci tout tomberait en *deliquium*.

M. Renault a pu observer divers stades de décomposition sur le Bouleau. Il a même trouvé de l'amidon et du protoplasme en partie intacts. Voici la conclusion de sa note qui a trait au bois : les bois trouvés dans les tourbières montrent de haut en bas une altération de plus en plus profonde ; leur tissu est souvent parcouru par des myceliums de Champignons microscopiques ; ils contiennent des modifications curieuses du protoplasme; enfin, ils montrent de nombreux microcoques dont quelques-uns restent mobiles longtemps après leur sortie de la tourbière.

Quoique sous bien des rapports, les résultats de mes recherches ne concordent pas avec ceux de M. Renault, il n'y a pas à s'étonner outre mesure de ces différences. C'est qu'en effet le phénomène qui transforme les débris des végétaux vivants en tourbe est peut-être uniforme dans ses grandes lignes, mais dans les détails il peut se rencontrer des variations importantes ; c'est à ces variations de détail qu'il faut attribuer la différence entre les résultats divers obtenus par différents chercheurs.

ÉTUDE MICROCHIMIQUE

Y a-t-il des modifications chimiques qui se soient produites dans la membrane en même temps que les modificatious morphologiques qui ont été précédemment décrites? C'est la question qui se pose maintenant et qu'il s'agit de résoudre par des observations à l'aide de réactifs surtout colorants, les plus utiles que l'on puisse employer en microchimie.

Rappelons brièvement ce qu'on sait de la membrane des cellules ligneuses du bois de Conifères. On sait que quand deux cellules se forment par bipartition aux dépens d'une cellule primitive, il se

Digitized by Google

constitue d'abord une ébauche de cloison albuminoïde, bientôt remplacée ou imprégnée par des composés pectiques, en particulier par le pectate de calcium, qui constitue la lame moyenne de la membrane ou substance intercellulaire. Sur les deux faces de cette lame primitive en contact avec la cavité de chaque cellule, se déposent des couches successives de plus en plus épaisses de cellulose et de pectose, qui, dans le cas des cellules destinées à devenir plus tard des éléments ligneux, s'imprègnent de vasculose ou de lignine et de sels minéraux divers. Outre la vasculose, Frémy admettait encore la présence de la substance qu'il dénommait la cutose. M. G. Bertrand a de plus trouvé que la membrane des cellules des Conifères contenait une substance particulière, la mannocellulose, substance propre à ces plantes et remplaçant la xylose qui existe dans les membranes des Angiospermes (1).

Je chercherai d'abord quelles sont les modifications chimiques qui se sont produites dans les substances fondamentales de la membrane, puis celles qui se rencontrent dans les substances imprégnantes.

1° Cellulose

On sait que la cellulose, ou au moins certaines variétés de celluloses sont attaquées facilement par certains microorganismes. D'autre part, les éléments du bois, bien que contenant de la cellulose, résistent plus longtemps aux attaques des bactéries. Que s'est-il passé dans le bois de Conifères des tourbières? A-t-il conservé sa cellulose ou l'a-t-il perdue? telle est la première question que l'on pouvait se poser. J'ai employé pour la résoudre les réactifs iodés et les colorants organiques.

Réactifs iodés. — On sait que la cellulose traitée par l'acide sulfurique étendu d'eau se transforme en un produit d'hydratation, l'*hydrocellulose*, qui se colore en bleu par l'iode, comme l'amidon, sans toutefois être identique à cette dernière substance.

En traitant des coupes de bois de Conifères ordinaire par l'acide sulfurique à 66°, additionné d'un quart de son poids d'eau,

(1) G. Bertrand: *Recherches sur la composition immédiate des tissus végétaux* (Comptes-rendus de l'Acad. des sc., 1892, t. CXIV, p. 1492) et: *Sur la présence de la mannocellulose dans les tissus ligneux des plantes gymnospermes* (Ibid., 1894, t. CXXIX, p. 1025).

Digitized by Google

on obtient d'abord sur les membranes une coloration jaune soufre. Si l'on trempe ensuite la coupe dans une solution d'iode dans l'iodure de potassium, les parois des trachéides se colorent en brun foncé. Mais en bien des points on voit que les parois ont été gonflées par l'action de l'acide sulfurique, et il se produit comme des suintements d'une substance amorphe, qui se colore en bleu verdâtre, et qui est composée en grande partie d'hydrocellulose.

Le bois de tourbières traité par l'acide sulfurique brunit d'abord et noircit ensuite. Mais si l'on examine les coupes au microscope après les avoir traitées par l'iode, on les voit se colorer en brun acajou foncé. Toutefois, çà et là, bien que rarement, sur le bord des coupes ou des déchirures, on aperçoit quelques flocons d'une substance amorphe colorés en bleu très net. Cette réaction, attribuable à l'hydrocellulose, montre que dans les parois du bois de tourbière, il peut rester quelques traces de cellulose.

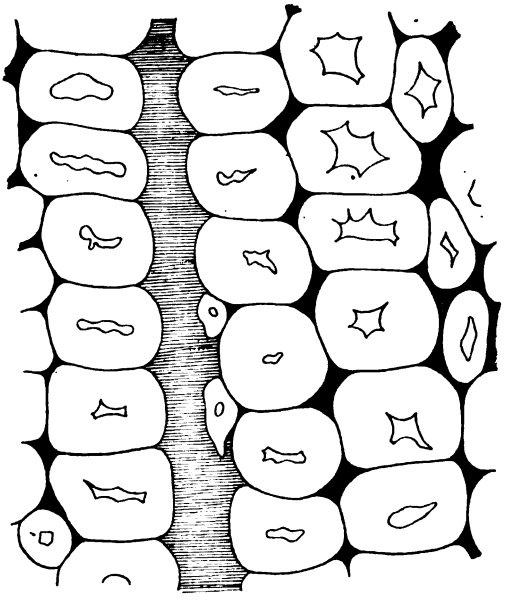


Fig. 44. — Trachéides de Conifères vues en coupe transversales gonflées par l'acide sulfurique étendu. La zone interne se colore en bleu par l'iode.

J'ai obtenu des résultats identiques en remplaçant l'acide sulfurique par l'acide phosphorique (anhydride phosphorique en solution sirupeuse dans l'eau).

Le chloroiodure de zinc, très prôné en général pour cette réaction, ne m'a donné aucun résultat probant dans le cas présent; aussi, après quelques essais infructueux, l'ai-je définitivement abandonné.

J'ai fait une seconde série de recherches sur les mêmes maté-

Digitized by Google

riaux, mais soumis préalablement à l'action du chlore (acide chlorhydrique attaquant le chlorate de potasse).

Le bois de pin normal ainsi traité montre avec l'acide sulfurique étendu et l'iodure de potassium iodé, les modifications suivantes : l'acide attaque la face interne des trachéides en contact avec la cavité, il la gonfle irrégulièrement, de manière à la faire paraître frangée ; l'iode colore bien en bleu cette partie, tandis que le reste de la paroi prend une teinte jaune ou jaune-brunâtre. Si la cavité de la trachéide est de faible étendue, comme dans le bois d'automne, elle est bientôt remplie d'un magma opaque coloré en bleu intense; c'est là surtout aussi que le reste de la paroi se colore en jaune brun. En somme, l'action de l'acide et de l'iode se fait mieux sentir après le traitement des matériaux par le chlore, et la présence de la cellulose est plus facilement mise en évidence.

La même série de réactions appliquée au bois de tourbières m'a donné les résultats suivants. Le réseau intercellulaire se colore en brun très foncé. Les cellules réfringentes ont leurs parois fortement et irrégulièrement gonflées par l'acide sulfurique, et elles sont colorées en bleu intense, ce qui indique que la cellulose y est encore abondante.

Dans les autres trachéides la masse amorphe qui remplit la cavité se teinte de bleu çà et là, mais très irrégulièrement. La majeure partie de la substance se colore en jaune brun clair par l'iode.

Si on prolonge beaucoup l'action de l'acide sulfurique on arrive à des résultats variables selon les fragments de bois examinés. Ainsi tandis que certains ne montrent que des traces de cellulose, d'autres se colorent beaucoup plus fortement en bleu. La cellulose a donc persisté en proportions variables selon les régions et il est naturel d'admettre que si cette substance a subi une décomposition, sa disparition a très bien pu se faire d'une manière irrégulière et variable pour les différentes parties des troncs examinés.

L'action du chlore sur les matériaux d'étude favorise la mise en évidence de la cellulose. Il y a en effet oxydation et disparition d'une partie des substances incrustantes de la membrane. De plus on sait par les travaux de M. L. Vignon (1) que sous l'action

(1) L. Vignon : C. R. de l'Acad. des Sciences, 1897, T. C. XXV, p. 448.

Digitized by Google

du chlore la cellulose s'oxyde aussi, et l'oxycellulose qui en résulte présente plus facilement la réaction en bleu par l'iode.

L'emploi des réactifs iodés conduit donc à cette conclusion que les cellules réfringentes sont des éléments qui paraissent avoir gardé intactes leurs membranes cellulosiques, et que les autres trachéides ont perdu la plus grande partie, sinon la totalité de leur contenu en cette substance.

Réactifs organiques. — Les résultats obtenus à l'aide de ces réactifs sont beaucoup moins nets que les précédents et quelquefois contradictoires.

L'orseilline BB aiguisée par l'acide chlorhydrique (ou moins bien par l'acide acétique), se fixe dans les coupes de bois de pin frais sur la portion épaissie des trachéides, mais non sur la trame intercellulaire. C'est la réaction à laquelle il fallait s'attendre d'après ce que l'on sait de l'action de ce réactif, qui ne colore que la cellulose. Le noir naphtol mordancé de même façon agit de même, colorant en bleu respectivement ce que l'orseilline colorait en rouge.

Le bois de tourbières soumis à la coloration par l'orseilline fixe ce colorant sur la substance amorphe avec assez d'intensité. La substance intercellulaire reste incolore ou ne se colore qu'en rose pâle et après un assez long temps. Cette réaction indique la présence d'une certaine proportion de cellulose persistante dans la substance amorphe. Le noir naphtol conduit aux mêmes conclusions.

Mais si l'on traite les matériaux par le chlore, puis par les réactifs organiques de la cellulose, on arrive à un résultat tout autre.

Le bois de pin normal, soumis pendant 24 heures à l'action du chlore, puis traité par l'orseilline BB acide ne se colore pas. Le noir naphtol acide ne donne pas de meilleurs résultats.

Le bois de Conifères de tourbières soumis au même traitement montre des lames intercellulaires vivement colorées en rouge par l'orseilline, tandis que la portion amorphe de la membrane ne se colore pas ou se colore à peine et après un long temps. Le noir naphtol colore en bleu la membrane intracellulaire. Que l'on emploie l'acide acétique ou l'acide chlorhydrique comme mordant on arrive toujours au même résultat. Il reste là un point obscur qui mérite

Digitized by Google

d'être éclairci. L'oxydation produite par le chlore a pu modifier les substances de la membrane.

Il n'en reste pas moins acquis par la plupart des réactions qu'il persiste de la cellulose dans la substance amorphe et dans les cellules réfringentes.

(*A suivre*).

Digitized by Google

VARIATIONS DE STRUCTURE
D'UNE ALGUE VERTE
SOUS L'INFLUENCE DU MILIEU NUTRITIF

par MM. L. MATRUCHOT et M. MOLLIARD (*Suite*).

(Planches 7, 8 et 9).

ÉTUDE MICROSCOPIQUE

I. — EXAMEN DU *STICHOCOCCUS* A L'ÉTAT VIVANT

Technique. — Les observations microscopiques ont d'abord été faites sur le vivant. Si le milieu de culture est liquide, la préparation est montée dans une goutte du liquide de culture lui-même. Si le milieu de culture est solide (milieux gélatinés, Navet, Potiron, etc.), la préparation est montée dans une goutte d'eau ordinaire. Dans tous les cas, l'examen microscopique est effectué *aussitôt* et toujours dans les mêmes conditions d'éclairage, de grossissement, etc. Il a été reconnu, en effet, qu'une préparation vieille de quelques heures présente déjà des différences avec les préparations toutes fraîches. Au bout de 24 heures, la dégénérescence trabéculaire et huileuse du protoplasma est déjà fort avancée : un examen tardif ne saurait fournir aucune indication précise sur les véritables caractères présentés par les cellules vivantes.

Lorsqu'il y a de grandes variations dans la forme et la structure des individus d'une même culture, nous nous sommes attachés à étudier et représenter les formes les plus fréquentes et — pourrait-on dire — les plus normales. Sur le petit nombre de cellules figurées dans chaque cas, — de trois à six ou huit cellules, — nous avons cherché à représenter autant que possible les principaux cas observés dans la préparation. Le degré d'homogénéité de chaque groupe de cellules donnera une idée de l'homogénéité de la culture correspondante.

Digitized by Google

Enfin les individus ont été examinés et comparés autant que possible dans des cultures de même âge.

Ceci posé, nous allons décrire successivement les caractères microscopiques observés sur le vivant, dans les conditions qui viennent d'être fixées. Nous suivrons, pour les divers aliments étudiés, l'ordre suivant :

A. — Série des Glucoses.
B. — Série des Saccharoses.
C. — Autres substances organiques et substances minérales.

A. — SÉRIE DES GLUCOSES.

I. Glucose.

1° *Solutions de glucose.*

Il faut distinguer pour le glucose l'action spécifique de ce sucre et l'influence de la concentration.

Nous avons opéré sur des solutions de glucose à teneur très variable :

a. — Glucose pur à 0,03 °/₀.

Même à cette dose très faible de glucose, il se produit une action manifeste sur le contenu cellulaire. Le protoplasma est très vacuolisé; il présente de nombreuses granulations de toutes tailles, et une dégénérescence huileuse très marquée (Pl. 7, fig. 3) ; en outre le leucite devient diffus, son contour s'efface jusqu'à devenir indistinct; les cellules sont à peine teintées d'un vert jaunâtre, nombre d'entre elles sont même à peu près incolores.

Quant à la forme générale de la cellule, elle reste à peu près la même ; toutefois les éléments sont un peu plus allongés (10, 15 et jusqu'à 20 μ), plus étroits (4 μ) et plus incurvés que dans la forme normale.

b. — Glucose pur à 0,3 °/₀.

Même action que la solution précédente, plus marquée encore quant à la décoloration de la cellule et au contour vague du chloroleucite : on distingue à peine la chlorophylle diffuse (Pl. 7, fig. 4).

D'assez nombreuses formes sont aberrantes : ce sont des cellules en forme de boudin allongé, parfois tout à fait recourbé sur lui-

Digitized by Google

même, remplies d'un protoplasma trabéculaire renfermant de nombreuses gouttelettes d'huile et d'abondants granules réfringents.

c. — Glucose pur à 3 °/₀.

Action de même ordre que précédemment. Les éléments sont plus courts et souvent un peu plus étroits (Pl. 7, fig. 5).

d. — Glucose pur à 6 °/₀.

Le leucite est devenu très flou et très pâle (Pl. 7, fig. 6). De nombreux individus sont totalement incolores. La dégénérescence huileuse est très accentuée.

e. — Glucose du commerce.

Des solutions de glucose impur (glucose du commerce) ont fourni des résultats analogues. Les fig. 7 et 8 de la Pl. 7 représentent des *Stichococcus* vivant dans des solutions relativement concentrées (8 et 12 °/₀) de glucose du commerce. La dégénérescence huileuse est abondante et les granules réfringents sont nombreux. Le diamètre transversal des cellules est encore plus faible que précédemment, il descend jusqu'à 2 μ.

Il faut voir dans cette diminution continue du diamètre des cellules (Pl. 7, fig. 3 à 8) un effet de l'amoindrissement de la turgescence, dû à la teneur croissante en sucre de la solution nutritive.

2° *Milieux solides glucosés.*

a. — Glucose pur à 3 °/₀ additionné de gélatine.

Il y a une différence remarquable dans l'action d'une solution de glucose pur à 3 °/₀ suivant qu'elle est ou non additionnée de gélatine.

Dans le milieu gélatiné, tous les individus ne sont pas décolorés et atteints de dégénérescence granulo-huileuse, comme c'est le cas pour les solutions liquides. A côté des individus ayant subi l'action du glucose, et ici presqu'entièrement décolorés (Pl. 7, *a*, fig. 13), on trouve, parfois en petit nombre, parfois en nombre égal aux premiers, des individus à leucite vert et bien délimité, sans dégénérescence huileuse, en un mot des individus ayant très sensiblement la structure du *Stichococcus* végétant à l'air libre. Nous reviendrons plus loin sur ce cas particulier.

b. — Glucose du commerce à 3 °/₀ additionné de gélatine.

Des cultures en profondeur dans une gélatine additionnée de glucose du commerce ont fourni deux sortes d'individus ; des individus décolorés, à dégénérescence granulo-huileuse, semblables

Digitized by Google

à ceux qui sont représentés dans les fig. 5 et 6, et des individus verts, à leucite si profondément déchiqueté qu'il est comme morcelé en 2, 3, 4 fragments (Pl. 7, fig. 9, gélatine glucosée à 3 °/₀), et présente jusqu'à 10 ou 12 petites masses d'un vert franc qui semblent autant de petits leucites indépendants (Pl. 7, fig. 10, gélatine glucosée à 8 °/₀).

c. — Cultures sur Potiron.

Les cultures de *Stichococcus* sur des tranches stérilisées de Potiron fournissent des résultats de même ordre que les solutions de glucose; le fruit de Potiron renferme en effet une assez forte proportion de glucose. Ainsi que nous l'avons déjà dit, l'aspect macroscopique des cultures est assez particulier, les cultures sont vert jaunâtre; cette décoloration s'observe au microscope sur les individus isolés : la plupart des cellules n'ont qu'un leucite réduit, à contour flou et à teinte jaunâtre (Pl. 7, fig. 11), et beaucoup paraissent même complètement incolores.

Comme dans les cultures sur glucose, on observe une dégénérescence huileuse très accentuée, un protoplasma trabéculaire avec nombreux granules réfringents, et la forme générale des cellules est celle de boudins courts et arrondis aux deux bouts.

d. — Cultures sur bouillon gélatiné de Potiron.

Sur ce milieu, la culture — comme le sont en général toutes les cultures en profondeur sur milieu gélatiné — est très homogène quant à la forme et à la taille des cellules (Pl. 7, fig, 14); mais ici, comme dans divers cas précédents, on trouve deux catégories très distinctes d'individus : les uns *a* ayant subi une dégénérescence granuleuse et qui sont presqu'entièrement décolorés; les autres *b* qui ont l'aspect normal du *Stichococcus* en culture aérienne.

II. Lévulose

Solution de lévulose à 3 °/₀.

L'action du lévulose pur est la même que celle du glucose proprement dit. La fig. 12 de la Pl. 7 représente l'aspect normal des cellules dans une solution de lévulose pur à 3 °/₀. On observe ici encore de nombreuses formes entièrement incolores.

En résumé, les sucres de la série du glucose (glucose pur, glucose du commerce, lévulose, Potiron), produisent dans les cel-

Digitized by Google

lules du *Stichococcus* des modifications analogues et constantes:

La coloration verte disparaît au moins en partie; le leucite diminue de volume et son contour devient vague comme s'il diffusait dans le protoplasma; en même temps, sa nuance passe au vert jaunâtre et même au jaune; parfois — et, dans certaines cultures, une cellule sur deux présente ce phénomène — la disparition de la chlorophylle est complète et les individus ainsi modifiés sont entièrement incolores.

En outre, il se fait une forte dégénérescence cellulaire, marquée par la production de granules cytoplasmiques, sur la nature desquels nous reviendrons dans la suite, et surtout par la production de gouttelettes huileuses dont le volume va croissant constamment, jusqu'à remplir complètement la cellule d'une file de grosses gouttelettes d'huile de même diamètre que le filament.

Il y a un lien évident et général entre la dégénérescence huileuse et la forme du leucite : quand il y a des gouttelettes d'huile dans la cellule, le leucite est de couleur pâle et de *contour flou*, et inversement : nous n'avons observé aucune exception à cette règle.

Enfin, il faut noter la diminution du diamètre transversal produite par la richesse en sucre du milieu de culture. Ce dernier résultat concorde avec ce qu'a observé Krüger (*loc. cit.*) sur les deux Algues qu'il a cultivées. Il est par contre en désaccord avec la loi formulée par Livingston (1) à propos d'un *Stigeoclonium* : « Une pression osmotique élevée agit sur la forme de la cellule, qu'elle tend à rendre sphérique ».

Remarque. — Les *Stichococcus* à contenu jaunâtre ou incolore et à dégénérescence granulo-huileuse ne sont nullement des cellules mortes, où le protoplasma serait en voie de décomposition. Ce sont des cellules parfaitement vivantes, en voie d'accroissement et de multiplication. On s'en assure facilement par l'examen des cultures en milieu liquide; là, quel que soit l'âge de la culture, tous les individus ont le même aspect de cellules vert pâle ou jaunâtre, remplies de gouttelettes d'huile, et cependant la culture évolue normalement, la masse de *Stichococcus* augmente régulièrement et atteint un volume aussi considérable que dans les meilleures cultures superficielles.

(1) Livingston. — *On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green Algæ* (Bot. Gaz., t. XXX, 1900, p. 289).

Digitized by Google

Dimorphisme du *STICHOCOCCUS* en milieux gélatinés et sur substratums glucosés.

Il convient de faire ici une remarque très générale. En milieu liquide, toutes les cellules se trouvant soumises de façon égale à l'action du milieu ambiant, les effets de cette action sont plus ou moins manifestes sur tous les éléments. Bien qu'on observe une diversité dans la forme et le contenu des cellules, les modifications dues à l'action du milieu sont en somme sensiblement les mêmes chez tous les individus.

Au contraire, pour les colonies de *Stichococcus* développées en profondeur dans les milieux gélatinés, ou en surface sur les milieux solides, on distingue toujours très nettement deux sortes d'individus : les uns (Pl. 7, fig. 13 *a*, 14 *a*) qui ont subi effectivement l'action du milieu, et qui présentent les mêmes caractères que les *Stichococcus* développés dans les milieux liquides correspondants, les autres (fig. 13 *b*, 14 *b*) qui semblent avoir échappé à cette action et qui présentent très sensiblement les caractères des *Stichococcus* normaux. Il y a, en un mot, un dimorphisme remarquable chez les individus de *Stichococcus* cultivés dans ces conditions.

Comment expliquer une telle anomalie, une divergence aussi marquée dans l'aspect d'individus appartenant à des colonies en apparence homogènes? Il ne faut, croyons-nous, nullement faire appel à une hypothèse d'adaptation au milieu, d'après laquelle certains individus, s'adaptant au milieu, fourniraient, en se multipliant, une *race de Stichococcus* modifiés tous de façon identique, et certains autres individus, rebelles à l'action du milieu, donneraient naissance à une race de *Stichococcus* normaux.

L'hypothèse qui nous semble la plus plausible est la suivante :

Dans une colonie de forme sphérique, qui s'accroît en milieu gélatiné, les individus périphériques sont en relation immédiate avec le milieu ambiant ; ils subissent donc dans toute son intensité l'action de ce milieu. Les individus placés au centre sont, au contraire, plus ou moins complètement soustraits à cette action. En particulier, l'action du glucose dissous dans la gélatine ne peut se faire sentir que sur les *Stichococcus* périphériques que *mouille* la gélatine.

Si l'on objecte à cela que les différents individus d'une même

Digitized by Google

colonie provenant d'un même individu initial, ont dû être tous, à un moment donné, *mouillés* par la gélatine, on peut répondre que l'accroissement en volume d'une colonie n'est pas uniquement le résultat de la digestion ou du refoulement de la gélatine par la masse de *Stichococcus* en voie de multiplication : la dessiccation de la gélatine qui est rendue apparente dans tous les tubes de culture par un retrait à la périphérie de ces tubes, s'effectue en réalité dans toute la masse; elle a pour conséquence l'augmentation de volume des *lacunes* que remplissent les colonies de *Stichococcus*.

Par conséquent, ces lacunes s'accroissant ainsi mécaniquement et indépendamment de la masse de *Stichococcus* elle-même, on conçoit que la région centrale de chaque lacune puisse être le siège d'une multiplication abondante des individus de *Stichococcus*, multiplication dont l'effet serait de combler incessamment par le centre le vide produit à la périphérie.

Or, les individus naissant de cette façon se trouvent dans des conditions en somme très analogues à ceux qui vivent à la surface du substratum sans subir l'action du milieu sous-jacent. Ils sont, en effet, séparés de la gélatine glucosée par toute la couche pariétale de *Stichococcus*, laquelle s'oppose à la diffusion du glucose puisqu'elle le consomme elle-même pour son propre compte. Soustraits à l'action du glucose, les *Stichococcus* du centre de la colonie — bien qu'ils tirent leur origine d'individus décolorés et partiellement dégénérés — prennent donc forcément, dans l'hypothèse où nous nous plaçons, le faciès des *Stichococcus* vivant à l'air libre. On s'explique ainsi que nombre d'individus extraits d'une colonie profonde présentent le faciès et la structure des *Stichococcus* normaux.

Dans les cultures superficielles sur Potiron ou sur milieux gélatinés, où le dimorphisme dont il vient d'être parlé s'observe avec la même intensité, il reconnaît une cause de même ordre. Après un certain temps où le développement s'est fait en contact avec le milieu glucosé, naissent des individus soustraits à l'action du glucose, se développant en colonies aériennes (Pl. 8, fig. 41) et présentant les caractères normaux du *Stichococcus*. La vraisemblance de l'explication fournie dans ce dernier cas appuie fortement, nous semble-t-il, l'hypothèse que nous avons présentée pour les colonies en profondeur.

Digitized by Google

B. SÉRIE DES SACCHAROSES

I. Saccharose

Dans les cultures en milieu liquide sur solutions de saccharose à 3 %, les individus se montrent en général arrondis à l'extrémité et restent fréquemment agglomérés en groupes de quelques cellules (Pl. 7, fig. 15 *a*).

Le leucite, quoique de même nuance (vert gai) que dans les conditions naturelles, est ici le plus souvent morcelé ; on peut trouver (*a*) jusqu'à 6-8 petites masses vertes à contour net qui sont comme autant de leucites distincts.

Le protoplasma est vacuolisé, et sur les trabécules sont de nombreux granules réfringents (*b*) ; on trouve aussi de ces granules sur le bord même des leucites.

Sur une solution de saccharose gélatinée de même concentration que la précédente, l'action du sucre est moins marquée (Pl. 7, fig. 16) : la cellule et le leucite gardent leurs caractères normaux ; le protoplasma est peu vacuolisé et il n'y a pas de granules dans le cytoplasma.

c. — Navet.

Mêmes observations pour le *Stichococcus* cultivé en surface sur des tranches de Navet stérilisées (milieu qui, à ce point de vue, peut être considéré comme une solution de saccharose) : le leucite reste à contour net et il n'y a pas de dégénérescence cellulaire. (Pl. 7, fig. 17).

II. Maltose

a. — La solution de maltose à 3 % produit les mêmes modifications que la solution de saccharose : leucite net, plus ou moins morcelé, d'un vert franc ; protoplasma trabéculaire avec quelques vacuoles (Pl. 7, fig. 18).

L'une des cellules de la fig. 18 a une membrane très fortement épaissie et striée ; elle est analogue aux éléments que Gay désigne sous le nom d'hypnocystes et qu'il considère comme des cellules de conservation. Nous avons trouvé çà et là de tels éléments, sans qu'il nous ait paru y avoir un rapport quelconque entre leur formation et des conditions de végétation difficile pour le *Stichococcus*.

b. — En solution de maltose gélatinée, dans les cultures en

Digitized by Google

profondeur, les cellules restent courtes, généralement associées en chaînes (Pl. 7, fig. 20); le leucite est normal et il n'y a pas de dégénérescence cellulaire appréciable.

III. Lactose

Le lactose en solution liquide à 3 °/₀ donne aux individus une forme arrondie aux deux bouts, légèrement allongée (8-10 μ sur 3 μ), avec leucite normal presque toujours entier. Cependant une légère dégénérescence semble marquée dans la plupart des cellules par la présence de granules réfringents disposés en général au bord des leucites.

Certains individus, qu'on peut rencontrer presqu'à coup sûr dans une préparation quelconque, sont particulièrement aberrants (Pl. 7, *a*, fig. 19) : l'allongement de la cellule et la division du leucite se sont effectués normalement, mais le cloisonnement transversal ne s'est pas produit ; on a donc des individus en forme de boudin très allongé (30 à 40 μ de long.), à 3, 4, 5 leucites consécutifs, et où la dégénérescence granuleuse est d'ailleurs très nette.

En résumé, les divers sucres étudiés appartenant à la série du saccharose (saccharose, maltose, lactose, tranches de Navet) produisent sur les cellules du *Stichococcus* des effets analogues : formes arrondies, leucite le plus souvent morcelé, mais gardant le contour net et la couleur verte du *Stichococcus* normal, dégénérescence granuleuse plus ou moins marquée. Il n'y a jamais de dégénérescence huileuse.

Enfin les cultures superficielles et les cultures en milieu gélatiné ne présentent souvent qu'à un degré faible ou nul les modifications qui viennent d'être signalées. Cette particularité est due, selon nous, aux mêmes causes que celles que nous avons exposées plus haut à l'occasion des milieux glucosés.

C. — AUTRES SUBSTANCES ORGANIQUES ET SUBSTANCES MINÉRALES

I. Dextrine

En milieu liquide (solution à 3 °/₀), la dextrine manifeste une action remarquable sur le leucite. Celui-ci, tout en devenant d'un

Digitized by Google

vert plus bleu que dans le *Stichococcus* normal, semble s'amincir, s'étaler en surface sous la membrane cellulaire, et en même temps il s'échancre profondément sans cependant se morceler (Pl. 7, fig. 23). Sur le bord des leucites, le long des échancrures, s'observent des granules réfringents. Quelques-uns de ces granules, plus gros, semblent constituer de petites gouttes d'huile.

En milieu gélatiné, la dextrine n'agit pour ainsi dire plus. La fig. 24 (Pl. 7), qui représente quelques individus d'une colonie profonde développée dans une dextrine à 3 °/₀ additionnée de gélatine, montre des individus à structure normale; le leucite, quoique en général coupé en deux, a la nuance normale (vert de vessie) et garde un contour net.

II. Amidon

Comme pour la plupart des substances déjà étudiées, c'est en milieu liquide que l'amidon exerce l'action la plus marquée sur la cellule de *Stichococcus*.

Cette action se manifeste ici par un agrandissement extraordinaire du volume de la cellule (20 μ sur 7 μ), avec déformation de son contour, qui devient irrégulier et à angles très arrondis (Pl. 8, fig. 25).

Le leucite prend une teinte vert bleuâtre; son contour cesse parfois d'être net (*a*, fig. 25), et dans ce cas le cytoplasma présente quelques gouttelettes huileuses; le plus souvent, le leucite s'étale en surface et s'échancre comme il a été dit à propos de la dextrine (*b*, fig. 25); le protoplasma semble alors grossièrement spumeux. Ces diverses modifications tiennent sans doute à ce que, dans la stérilisation par chauffage, une partie de l'amidon a été transformée en dextrine et en sucre.

Sur amidon gélatiné, on reconnaît une déformation de la cellule qui rappelle ce qui vient d'être dit, mais le contenu cellulaire n'éprouve aucun changement appréciable (Pl. 8, fig. 26).

II. Inuline

Dans une solution d'inuline à 3 °/₀, les cellules de *Stichococcus* prennent l'aspect de boudins très réguliers, arrondis aux extrémités; le protoplasma est parfaitement hyalin; les leucites restent verts et se morcellent en deux ou trois éléments de forme arrondie (Pl. 8, fig. 27). Certaines cellules semblent renfermer des *grains* de

Digitized by Google

chlorophylle ; en réalité ce sont des leucites en forme de *lame* aplatie, accolés à la membrane.

III. Gomme

Une solution de gomme à 3 °/₀ détermine, chez le *Stichococcus*, une déformation particulière de la cellule. Les éléments deviennent irréguliers de forme, ondulés ou renflés, souvent incurvés en U et accolés deux à deux par leurs faces concaves ; leur taille est supérieure à la normale, surtout en largeur (10 à 18 μ sur 4 à 7 μ). Le leucite est net et très développé, souvent morcelé en deux, trois, quatre leucites plus petits et arrondis (Pl. 8, fig. 28).

V. Mannite

En solution de mannite à 3 °/₀, le *Stichococcus* ne s'est pas développé de façon appréciable.

Sur mannite à 3 °/₀ gélatinée, on n'obtient que des individus à structure normale (Pl. 7, fig. 21) et à contour arrondi. Etant données les remarques faites plus haut relativement aux milieux gélatinés, il est difficile d'affirmer que la mannite n'a pas d'action sur la structure du *Stichococcus*.

VI. Glycérine

En dehors d'un rapetissement des cellules, qui n'ont que 7 à 9 μ sur 3 à 4 μ, on n'observe aucune modification saillante produite par l'action d'une solution de glycérine à 3 °/₀. Le leucite reste net et peu ou pas morcelé ; il n'y a pas de dégénérescence cytoplasmique (Pl. 7, fig. 22).

VII. Peptone

L'action de la peptone en solution à 3 °/₀ dans l'eau pure ne se manifeste par aucune modification importante dans la structure du contenu cellulaire. On trouve ici, comme dans la forme normale de *Stichococcus*, un leucite plus ou moins spiralé accolé à la membrane, ou deux leucites arrondis provenant de la bipartition du premier. Le protoplasma est toutefois assez fortement vacuolisé, sans qu'il y ait cependant aucune dégénérescence granulo-huileuse.

Mais la forme et la taille des individus sont considérablement modifiées, et l'aspect qu'ils présentent est des plus caractéristiques (Pl. 8, fig. 34). Les cellules sont arrondies aux deux bouts, forte-

Digitized by Google

ment turgescentes, rarement cylindriques, le plus souvent renflées en forme de poire, parfois presque sphériques. La taille des éléments est considérable ; leur longueur peut aller jusqu'à 20 μ, leur largeur jusqu'à 8 μ. Ce sont les plus volumineux que nous aient présentés nos cultures.

Dans la même solution de peptone à 3 °/₀, mais additionnée de gélatine, on n'observe pas les variations considérables que nous venons de signaler ; la culture, très homogène, montre des cellules courtes, cylindriques ou ovales, où l'action de la peptone, quoique sensible, est peu marquée (Pl. 8, fig. 35).

Les solutions de sels minéraux se montrent, comme nous l'avons vu, peu propres au développement du *Stichococcus*. Nous n'enregistrons ici que les résultats fournis par les solutions d'azotate d'ammonium et de sulfate de cuivre.

VIII. Azotate d'ammonium

Dans une solution d'azotate d'ammonium à 0,05 °/₀ dans l'eau pure, les cellules de *Stichococcus* sont volumineuses (10 à 18 μ sur 5 à 10 μ), souvent renflées en forme de poire (Pl. 8, fig. 29).

Le leucite est morcelé en masses régulières, et forme des lames ou des rubans étalés contre la membrane cellulaire. Il n'y a aucune dégénérescence cellulaire, ni gouttes d'huile, ni granules réfringents.

IX. Sulfate de cuivre

Ainsi que nous l'avons dit précédemment, le sulfate de cuivre à dose infinitésimale semble être un aliment pour le *Stichococcus*. Dans les solutions les plus étendues que nous ayons employées — 0,0000005 °/₀, le *Stichococcus* se développe parfaitement ; les individus sont volumineux (10 à 18 μ sur 5 à 9 μ), le leucite est généralement morcelé en 2-3-5 petits leucites ovales ou arrondis (Pl. 8, fig. 30).

Dans les solutions les plus concentrées où le *Stichococcus* se soit développé (0,0005 °/₀), les individus sont beaucoup moins gros et plus cylindriques (8 à 12 μ sur 4 à 5 μ) ; le morcellement du leucite est poussé plus loin encore (cinq à huit fragments en général), et les fragments sont tous très régulièrement circulaires (Pl. 8, fig. 31). Il y a là une disposition caractéristique qu'aucun autre milieu de culture ne nous a fournie aussi marquée.

Digitized by Google

Les solutions de substances organiques sont en général des milieux très favorables au développement du *Stichococcus*. Citons des exemples des modifications observées dans quelques-uns de ces milieux.

X. Acide citrique

Les cellules de *Stichococcus* sont comme gonflées et très fortement turgescentes (Pl. 8, fig. 32) ; elles possèdent un leucite unique ou morcelé en deux ou quatre leucites plus petits et arrondis ; la nuance en est vert tendre et la chlorophylle n'occupe qu'une faible partie de la cellule ; le reste du protoplasma est absolument transparent.

XI. Chlorhydrate de quinine

Il se fait dans les solutions de chlorhydrate de quinine un morcellement très accentué du leucite ; la fig. 33, où les cellules sont vues en perspective, montre des individus ayant jusqu'à huit ou dix petits leucites plus ou moins arrondis ; ils remplissent ici presque complètement la cellule et portent sur leurs bords de petits granules réfringents et opaques.

Les individus restent le plus souvent agglomérés en petits amas.

CULTURES A L'OBSCURITÉ

Nous avons vu que les cultures de *Stichococcus* à l'obscurité présentent quelques différences avec les cultures faites à la lumière (moindre volume et teinte plus pâle des colonies). A l'examen microscopique, on reconnaît en effet que, bien que les cellules renferment un leucite différencié, cet élément est réduit en volume et apparaît d'un vert plus jaunâtre que dans les mêmes cultures à la lumière.

Nous prendrons quelques exemples :

Navet. (Pl. 8, fig. 37.) — Le *Stichococcus* cultivé sur Navet à la lumière est, comme nous le sayons, assez voisin du *Stichococcus* normal au point de vue de la couleur et de la netteté de contour du leucite.

A l'obscurité, le leucite est d'un vert plus jaunâtre, son contour est net, mais déchiqueté. Pas plus qu'à la lumière, il n'y a dégénérescence huileuse; mais on observe d'assez nombreux et assez gros granules réfringents.

Digitized by Google

Potiron (fig. 36). — Les modifications considérables que nous avons signalées dans le *Stichococcus* cultivé sur tranches de Potiron *à la lumière* ne se produisent pas toutes si la culture est faite à l'obscurité. Quoique un peu réduit en volume, le leucite reste net de contour; il a une nuance jaune pâle. On ne trouve pas dans la cellule ces grosses gouttelettes d'huile si caractéristiques des cultures sur Potiron à la lumière, mais seulement de gros granules réfringents sur les trabécules d'un protoplasma très vacuolisé.

En un mot, ici encore se montre le lien que nous avons déjà signalé entre l'aspect du leucite et le mode de dégénérescence de la cellule; quand le leucite est net, il n'y a pas de dégénérescence huileuse.

En résumé, l'absence complète de radiations lumineuses n'empêche pas la chlorophylle de se développer dans les cellules de *Stichococcus*. C'est un résultat analogue à celui qu'ont obtenu divers auteurs avec quelques Algues inférieures. Mais, pour le *Stichococcus*, il y a, dans ces conditions, une atténuation non douteuse de la couleur verte, qui devient plus jaunâtre; en outre le leucite est plus petit et déchiqueté sur les bords.

Enfin, dans les milieux glucosés, la dégénérescence huileuse du protoplasma et la forme floue du leucite qui en est corrélative — phénomènes qui sont des plus nets dans les cultures à la lumière — ne se produisent pas dans les cultures à l'obscurité.

Action de Bactéries commensales

A plusieurs reprises nous avons observé l'action de Bactéries commensales sur le *Stichococcus* en culture.

Lorsque le milieu nutritif n'agit que peu sur la structure du leucite, l'action de Bactéries commensales peut passer inaperçue. Mais dans les milieux glucosés il n'en est pas de même. Chaque fois que, dans une culture en glucose par exemple, on fait se développer simultanément le *Stichococcus* et une Bactérie, on n'observe plus dans la cellule de l'Algue les modifications si frappantes qui caractérisent l'action du glucose. La Bactérie consomme en effet très rapidement le sucre de la solution, et le *Stichococcus* se développe alors dans un milieu non sucré, où il prend un faciès voisin du faciès normal. La fig. 38 (Pl. 8), où ont été représentés des indi-

Digitized by Google

vidus développés dans une solution de lévulose envahie par des Bactéries, montrera, par comparaison avec la fig. 12 (Pl. 7), l'action des microorganismes dans ces conditions.

Ceci prouve bien — et c'est là un point sur lequel nous avons déjà insisté — qu'il est de toute nécessité, dans des recherches analogues à celles que nous avons poursuivies, d'opérer dans des conditions d'asepsie rigoureuse.

(*A suivre*).

Digitized by Google

ÉTUDES SUR LA TUBÉRISATION

par M. Noël BERNARD (*Fin*).

§ VI. — Introduction en Europe et culture de la Pomme de terre

La Pomme de terre, comme la plupart des Orchidées horticoles, n'est pas originaire de notre continent. Importée d'Amérique vers la fin du XVIe siècle, elle se répandit peu à peu, d'abord en Angleterre, puis dans l'Europe centrale et enfin en France, où, grâce aux efforts admirables de Parmentier, sa culture prit dès la fin du XVIIIe siècle, l'importance qu'elle a gardée.

Dans ce cas, comme dans celui des Orchidées, la manière dont l'introduction a été faite, les moyens par lesquels la culture a été répandue, ceux qu'on a employés pour perfectionner l'espèce, fournissent plus d'un sujet de réflexions. Je ne ferai que quelques remarques sur les faits de cet ordre qui m'ont particulièrement frappé.

Dans le cas des Orchidées, le fait que les endophytes, transportés par les bulbes et les rhizomes ne l'est pas par les graines, m'a servi à comprendre comment, l'introduction de ces plantes ayant été faite par rhizomes ou bulbes, leur propagation par graines est devenue possible après qu'elles et leurs endophytes ont été bien acclimatés.

Dans le cas de la Pomme de terre, les tubercules transportent comme j'ai dit l'endophyte, les graines ne le transportent pas ; l'infection de la plante en ce cas reste encore limitée aux racines et n'atteint pas les fruits ; des graines de Pomme de terre extérieurement lavées au sublimé, germent sur les milieux stériles sans les contaminer. C'est une expérience que j'ai souvent faite.

Or l'introduction de la Pomme de terre a été faite en Europe par des tubercules ; c'est à partir de tubercules qu'elle a été cultivée tout d'abord, et il semble qu'on ait songé assez tardivement à la méthode des semis, à une époque où la plante était largement

Digitized by Google

cultivée et assez estimée pour qu'on recherchât par semis à obtenir des variétés nouvelles. On a donc dû, au début de la culture, introduire et acclimater en même temps que la plante même son endophyte normal (1).

L'histoire des premières tentatives de germination est moins bien connue dans ce cas que dans celui des Orchidées. Il existe cependant à ce sujet un document précis dont l'ancienneté fait l'intérêt. Charles de l'Escluse, qui, le premier sans doute, à la fin du XVIe siècle, cultiva la Pomme de terre en Allemagne et contribua à la répandre par les envois qu'il fit de tubercules et de graines, rapporte dans son *Rariorum plantarum Historia* (2) que « l'on ne doit compter pour la conservation de l'espèce que sur les tubercules. » Les graines qu'il avait envoyées à ses amis germaient parfaitement, *mais les plantes obtenues donnaient des fleurs et ne produisaient pas de tubercules*. E. Roze (3), qui cite ce passage de l'ouvrage de de l'Escluse, en constate fort justement l'intérêt. Les choses se passent aujourd'hui différemment : les agriculteurs qui font de la Pomme de terre l'objet d'une culture spéciale, pratiquent les semis, mais généralement *les plantes qu'ils obtiennent donnent dès la première année des tubercules et ne fleurissent pas*. Un grand nombre des variétés, qu'aujourd'hui on cultive, ont ainsi des semis pour origine ; elles sont autant que d'autres contaminées de Fusarium comme le prouve à elle seule l'histoire de leurs maladies. Ainsi les horticulteurs d'Orchidées obtiennent aujourd'hui par semis des hybrides tout autant infestés que les plantes parentes bien que les graines ne le soient pas. *Dans un cas comme dans l'autre, ce n'est*

(1) De même que, pour la culture des Orchidées, les horticulteurs après de nombreux essais sont arrivés à choisir des sols favorables au développement des endophytes, il paraît ici qu'on ait employé assez tôt une méthode favorable à la propagation du *Fusarium Solani* dans les sols où la culture se fait. « Les engrais des trois Règnes, dit Parmentier (loc. cit. p. 74) sont bons pour la reproduction des Pommes de terre ; *il s'agit de les distribuer convenablement*, en mettant dans les trous creusés par la bêche ou dans les sillons tracés par la charrue des fumiers placés immédiatement sur le tubercule. » C'est, comme je l'ai dit, une méthode essentiellement favorable à la propagation du mycélium du tubercule semence, aux racines et aux tubercules nouveaux.

(2) Publié à Anvers en 1601.

(3) *Histoire de la Pomme de terre* (Paris, 1898), page 91. On trouvera dans ce livre particulièrement bien documenté sur ce sujet la traduction intégrale de tous les passages des ouvrages de de l'Escluse relatifs à la Pomme de terre ; j'y ai emprunté la courte citation qui précède.

Digitized by Google

qu'à partir du moment où les endophytes ont été acclimatés aussi bien que les plantes mêmes qu'on obtient des semis le résultat qu'on en attend et que la tubérisation paraît héréditaire.

L'introduction par tubercules, qui, en définitive, a réussi, n'a pas été non plus sans difficultés. Un des premiers mémoires de Parmentier est consacré à la dégénération des Pommes de terre (1). « Malgré les avantages réunis de la saison, du sol et de tous les soins que demande sa culture, dit-il, la Pomme de terre dégénère, et cette dégénération, plus marquée dans certains cantons, a été portée a un tel degré que, dans quelques endroits du Duché des Deux-Ponts et du Palatinat, la plante, au lieu de produire des tubercules charnus et farineux, n'a plus donné que des racines chevelues et fibreuses, quoiqu'elle fût pourvue comme à l'ordinaire de feuilles, de fleurs et de fruits ou baies. » Parmentier montre ensuite qu'il n'y a lieu d'attribuer ni à la gelée, ni au défaut de maturité des tubercules, ni à la multiplication par œilleton « cette espèce de calamité pour les pays qui l'éprouvent », il y voit un résultat « de l'affaiblissement du germe des racines » (2).

L'étude des Ophrydées m'a fourni deux exemples d'une semblable dégénération par la culture, qui est bien plutôt, comme l'observe Fabre, un retour de ces végétaux aberrants à un développement normal. Les Ophrydées venant de tubercules peuvent s'affranchir de l'infection ; si elles étaient aussi largement cultivées que la Pomme de terre, il n'est guère douteux qu'il y aurait plus de deux cas de dégénération à y citer.

Quoi qu'il en soit, le fait que les Pommes de terre puissent vivre, fleurir et fructifier sans tubériser leurs bourgeons, force bien à rechercher, pour la tubérisation, une cause accessible à l'expérience. Une observation récente vient, dans ce cas particulier même, donner une nouvelle raison de croire que cette cause est l'infection.

Il s'agit, en somme, d'un cas de dégénération par l'action prolongée des antiseptiques. M. Lindet, qui l'a observé en poursuivant un but tout autre que le mien, a eu l'obligeance de me le

(1) Mémoire lu à la Société royale d'Agriculture, le 30 mars 1786.

(2). Il ne saurait au reste être ici question de la Maladie de la Pomme de terre due au *Phytophtora infestans* qui n'est apparue en Europe qu'en 1845.

Digitized by Google

faire connaître avant même de donner, en le publiant (1), une confirmation de l'idée que je venais d'émettre (2).

Dans le but de combattre la *gale*, maladie bactérienne des tubercules, M. Lindet, continuant des expériences d'Aimé Girard, traite par le bichlorure de mercure les tubercules qui doivent être plantés. Pour d'autres lots, il emploie le bichlorure à l'arrosage du sol où se fait la culture. Par ce traitement, la végétation ne paraît pas gênée, les rendements sont bons aux premières récoltes. Le traitement est poursuivi pour les tubercules récoltés et continué pendant quatre générations ; des tubercules provenant de pieds mercurés sont, chaque fois, cultivés comparativement sans subir de traitement nouveau. A la seconde génération, les rendements diminuent de 33 et de 22 p. 100, suivant que les Pommes de terre ont été, au moment de la plantation, mercurées ou non. A la troisième génération, les rendements diminuent de 60 et 67 p. 100 ; à la quatrième, de 68 et 57 p. 100 : « Le bichlorure de mercure, dit M. Lindet, a donc diminué d'une façon indiscutable les qualités reproductives des pommes de terre de semence ».

Je vois là une expérience inverse de celles que j'ai faites en assurant une contamination régulière et étendue du sol. Le traitement au sublimé des tubercules, autant qu'on peut le prolonger sans nuire aux bourgeons, n'entraîne pas la disparition complète des Fusarium ; j'ai moi-même traité les tubercules au sublimé pour en avoir ces champignons à peu près purement. Il n'en est pas moins certain qu'on peut détruire, en partie au moins, les germes que chaque tubercule entraîne et rendre par là plus irrégulière la contamination du sol et celle des tubercules nouveaux. Ceux-ci, même non mercurés, donnent un rendement moindre, qui diminue encore s'ils ont subi un nouveau traitement. A mon sens on a fait ici une sorte de stérilisation fractionnée, de tubercule en tubercule, pour aboutir en définitive à n'avoir qu'une infection faible et irrégulière du sol et par suite un rendement insignifiant. C'est au moins une explication logique que je puis donner d'expériences que je n'ai pas suivies de près moi-même ; M. Lindet l'a acceptée.

Prillieux et Chauveau proposent une autre explication : « On admet, dit Prillieux, qu'il y a dans le sol des bactéries

(1) *Bull. des séances de la Soc. nat. d'Agriculture de France* (mars 1901).
(2) *Comptes-Rendus* (11 février 1901).

Digitized by Google

utiles. Elles peuvent avoir été détruites dans les expériences de M. Lindet ». « On pourrait admettre, ajoute Chauveau, que le bichlorure de mercure ait une influence destructive sur les bactéries utiles de la terre et que, de cette façon, il puisse influer sur la récolte. » Il ne me paraît pas que cette manière de voir puisse expliquer que les tubercules venant de parents mercurés, mais non mercurés eux-mêmes donnent de moindres rendements. Je ne sais de quelles bactéries Prillieux et Chauveau veulent parler, mais je ne crois pas qu'il y ait encore d'argument d'aucune sorte permettant de croire que des bactéries interviennent *pour rendre plus fréquent ou plus précoce un mode d'évolution déterminé des bourgeons ;* c'est, si je comprends bien, ce qu'il faudrait entendre ici par leur *utilité.*

La dégénération liée ici à l'action prolongée d'un antiseptique peut, comme j'ai dit, apparaître sans cela, fréquemment elle se produit quand on cultive longtemps une même variété en un même lieu. D'après Aimé Girard, qui a consacré à cette question une longue et patiente étude expérimentale (1), ce fait est certain mais il n'est pas fatal. Si l'on a soin de garder chaque année pour la plantation les tubercules des pieds qui ont fourni les rendements les plus élevés, la dégénérescence ne se produit pas. Les tubercules venant de pieds à grand rendement, de quelque grosseur qu'ils soient, donnent l'année suivante des pieds à rendements sensiblement égaux ; les tubercules des pieds à rendements faibles, qu'ils soient gros ou petits, donnent par la suite des rendements inférieurs : c'est par eux que la dégénérescence des plantes se produit, la sélection peut l'empêcher.

Aimé Girard tire de ses expériences la conclusion que le rendement tient à des qualités héréditaires ; il me paraît qu'on doit l'admettre en effet, et il est assez évident qu'un pied ne pourra être très productif que s'il est vigoureux et si son appareil aérien bien constitué peut former en assimilant assez de sucre pour que les tubercules qui se forment puissent grossir normalement. Il faut remarquer seulement que, dans l'hypothèse où je me place, une plante à grand rendement doit être non seulement vigoureuse, mais encore bien infestée ; les tubercules qui se forment dans la partie

(1) A. Girard. — *Recherches sur la culture de la Pomme de terre industrielle et fourragère* (Paris, 1900).

Digitized by Google

du sol où cette plante croît doivent être à leur tour plus largement contaminés que les tubercules de plantes coureuses et peu fertiles, pauvrement infestées. Si la formation des tubercules est, comme je le pense, un symptôme de l'infection, il n'est pas douteux qu'on peut, par sélection, maintenir et propager, en même temps que des races bien constituées de la plante, la maladie infectieuse qui nous permet de l'utiliser.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

Je donne ici, avant de conclure, un résumé des arguments de Biologie comparée qui m'ont guidé dans l'ensemble des recherches que je viens d'exposer.

J'ai désigné par le terme de tubérisation un mode de développement spécial caractérisé par la lenteur de la différenciation morphologique et histologique des points végétatifs ou des bourgeons, et par la mise en réserve concomitante des aliments non utilisés pour la différenciation.

Les plantes que j'ai étudiées peuvent être classées, par leurs *modes de tubérisation*, en trois catégories.

I. — Il y a *tubérisation précoce et permanente* dans le cas du *Neottia Nidus-avis*. Les plantules sont tubérisées dès le plus jeune âge, la différenciation du bourgeon terminal est très lente en tout temps, ce bourgeon produit un enchaînement de tubercules. L'accumulation d'amidon est constante au cours de la vie.

II. — Il y a *tubérisation précoce et périodique* dans le cas des Ophrydées. Les jeunes plantules tubérisées ressemblent à celles du Néottia ; mais dans la suite on peut distinguer dans le développement des bourgeons des périodes de tubérisation, alternant avec des périodes de différenciation normale. Les tubercules se forment pendant les périodes de tubérisation ; les feuilles et les fleurs se différencient pendant les périodes de différenciation.

III. — Il y a *tubérisation tardive et périodique* dans le cas de la Ficaire et de la Pomme de terre. Les plantules se différencient d'abord normalement ; plus ou moins tardivement la tubérisation des bourgeons commence ; il se forme des tubercules. A partir de

Digitized by Google

cette première période de tubérisation les choses se passent comme chez les Ophrydées.

Les plantes que je cite ici sont, au moins à certains moments de leur vie, infestées par des champignons endophytes. L'infection se fait au cours de la vie à des époques précises bien définies dans chaque cas, différentes dans des cas divers. Le phénomène de l'infection qui se montre ainsi lié d'une façon étroite aux phénomènes généraux de l'évolution de la plante est un caractère biologique bien défini qui peut être utilisé pour une classification. Or la classification faite d'après *les modes d'infection* aboutit à grouper les cas que j'étudie de la même manière que la classification faite d'après les *modes de tubérisation*.

I. Il y a *infection précoce et permanente* dans le cas du *Neottia Nidus-avis*. L'infection est réalisée dès le début de la germination ; au cours de la vie la plante est constamment infestée.

II. Il y a *infection précoce et périodique* dans le cas des Ophrydées. L'infection est réalisée une première fois au début de la germination comme chez le Néottia ; mais dans la suite les bourgeons s'isolent périodiquement avec des tubercules indemnes et sont pour un moment à l'abri de toute infection. Il y a lieu de distinguer des *périodes d'infection* alternant avec des *périodes de non infection*. Les périodes de tubérisation coïncident avec les périodes d'infection ; les périodes de différenciation coïncident avec les périodes de non infection.

III. *Il y a infection tardive et périodique* dans le cas de la Ficaire et de la Pomme de terre. L'infection ne se réalise qu'un certain temps après la germination. La vie commence par une période de non infection pendant laquelle il y a différenciation normale des plantules. A partir de la première infection les choses se passent comme chez les Ophrydées.

Je me suis attaché à établir le parallélisme qui existe entre ces deux classifications ; j'ai cherché de plus à montrer que cette coïncidence n'est pas accidentelle, et que, à des variations du mode d'infection dans chaque cas correspondent des variations parallèles du mode de tubérisation. J'espère être arrivé par l'étude de plantes très diverses à des résultats susceptibles de généralisation.

Digitized by Google

CONCLUSIONS

Les plantes très diverses que j'ai comparées dans ce travail sont du nombre de celles dont les racines sont normalement infestées par des champignons filamenteux. Dans les cas dont je me suis occupé ces champignons sont spécifiquement peu éloignés les uns des autres, ils appartiennent aux genres *Nectria*, *Hypomyces* ou à des genres voisins.

Un mode singulier de développement des bourgeons se présente chez toutes ces plantes : au lieu de croître en donnant des rameaux feuillés suivant le mode le plus général d'évolution des bourgeons chez les végétaux, ces bourgeons forment des *tubercules* où les aliments actuellement inutilisés s'accumulent.

Par des arguments très divers tirés de la Biologie comparée ou de l'expérimentation, j'ai été amené à concevoir la *tubérisation des bourgeons* comme une conséquence et un symptôme de l'*infection des racines*. L'action des champignons infestant les racines doit être comprise en ce cas comme une *action à distance* qui peut s'expliquer par la diffusion de produits solubles dans le corps de la plante.

Parmi les conclusions auxquelles j'ai été incidemment amené au cours de ces recherches, je retiendrai ici celle qui résulte de l'étude de la germination des Orchidées :

Les graines rudimentaires de ces plantes ne se développent que lorsqu'un champignon les a atteintes et a pénétré certaines de leurs cellules. Leur germination ne peut pas se produire sans l'action de ce microorganisme.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de l'École Normale Supérieure, dirigé par M. J. Costantin, et aussi au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, dirigé par M. Gaston Bonnier.

J'adresse mes plus sincères remerciements à mes maîtres, qui m'ont souvent encouragé dans ces recherches.

Digitized by Google

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche I.

Fig. 1-2. — *Orchis maculata.*

1. — Pied récolté le 31 mars, n'ayant pas développé de racines. B, bourgeon principal ; *b*, bourgeon de second ordre développé en rameau Gr. 2.

2. — Coupe d'ensemble d'une partie de la même plante passant par les axes des bourgeons B et *b*. Gr. 4.

Fig. 3-6. — Plantules d'*Orchis montana*.

3. — Plantule récoltée en mai. *t*, tubercule de première année ; *r*, rhizome portant des écailles et des poils ; t_2, tubercule de seconde année. Gr. 2.

4. — Coupe d'ensemble de la même plantule passant par le bourgeon terminal. La zone infestée dans le tubercule de première année (t_1) et dans le rhizome (*r*) est indiquée en pointillé. Gr. 2.

5. — Plantule dérivant d'un petit tubercule (*t*) détaché d'une plante adulte. Récoltée en mai. *f*, fragment de la tige de la plante adulte sur laquelle le tubercule s'est formé ; *r*, rhizome portant des poils et des écailles. *t'* tubercule produit par le bourgeon terminal. Gr. 2.

6. — Coupe d'ensemble de la même plantule passant par le bourgeon terminal. *e*, une écaille du rhizome. La zone infestée du rhizome est indiquée en pointillé. Gr. 2.

Fig. 7-8. — Plantule de *Ficaria ranunculoides* (Germination).

7. — Aspect d'ensemble de la plantule récoltée en mai. *r*, racines infestées ; *a*, axe hypocotylé ; *b*, bourgeon terminal produisant un tubercule *t* ; *c*, cotylédon. Gr. 2.

8. — Une partie de la même plantule montrant l'insertion du tubercule sur le bourgeon terminal et la base engaînante du pétiole cotylédonnaire. Gr. 12.

Digitized by Google

Planche II.

Fig. 9-15. — *Neottia Nidus-avis* (Germination).

9. — Graine, coupe longitudinale. Le trait *t* indique la place et la forme générale du tégument, *m*, région où le tégument s'attache au placenta (côté du hile et du micropyle) ; *s*, pôle suspenseur de l'embryon ; *v*, pôle végétatif. Gr. 93.

10. — Graine au début de la germination, coupe longitudinale, même signification des lettres que pour la fig. 9. Gr. 98.

11. — Coupe longitudinale d'une plantule, au cours de la première année du développement. Au-dessous de l'épiderme indemne se trouve, dans la région moyenne, la zone infestée où l'on voit des cellules à peloton de filaments distincts (*p*) et des cellules à peloton dégénéré (*v*) irrégulièrement réparties. Au centre, cellules allongées formant un cylindre central entouré de parenchyme amylacé. *r*, *r*, points végétatifs des premières racines. Gr. 65 (1).

12. — Aspect extérieur d'une plantule plus avancée. B, bourgeon terminal ; T, premier tubercule ; A, axe embryonnaire ; *t*, tégument de la graine. Gr. 8.

13. — Plantule la plus avancée de celles que j'ai trouvées en mai, mêmes indications. Gr. 8.

14. — La même vue de face, *r*, *r*, *r*, racines du premier tubercule. Gr. 13.

Fig. 15-16. — *Neottia Nidus-avis* (Bourgeonnement des racines).

15. — Coupe longitudinale de l'extrémité d'une racine R donnant un tubercule T, *i*, zone infestée ; *a*, parenchyme amylacé ; *c*, cylindre central. Gr. 25.

16. — Aspect extérieur d'une autre racine bourgeonnante (R) détachée d'un rhizome. Le tubercule terminal T déchire la coiffe de la racine, une première écaille est différenciée. Gr. 5.

Planche III.

Fig. 17-20. *Neottia Nidus-avis*. — (Multiplication par développement de bourgeons).

17. — Un pied entier en voie de développement. B, bourgeon principal ; *b*, bourgeon de second ordre se développant en rhizome. La plupart des racines ont été enlevées. Gr. $^5/_3$.

(1) Le diamètre des hyphes a été, dans cette figure, un peu exagéré.

Digitized by Google

18. — Une plante entière récoltée en avril, dont le bourgeon principal B et un bourgeon de second ordre *b* sont sur le point de se développer en hampes florifères. Les racines ont été enlevées. Gr. 2.

19. — Coupe transversale d'un groupe de bourgeons se développant à la partie moyenne d'un rhizome de plante adulte : *b*, bourgeon de second ordre ; b'_1, b'_2, bourgeon de troisième ordre ; *i*, zone infestée du rhizome, s'étendant à la base du groupe de bourgeons ; *a*, parenchyme amylacé ; *v*, zone vasculaire. Gr. 2.

20. — Groupe de jeune hampes florales résultant du développement d'un bourgeon de second ordre (*b*) d'un rhizome : *a*, point d'attache de l'ensemble sur le rhizome ; b'_1, b'_2, bourgeon de troisième ordre ; b''_1, b''_2, bourgeons de quatrième ordre ; b'''_1. b'''_2. bourgeons de cinquième ordre ; *i*, limite supérieure de la zone infestée exceptionnellement étendue à la base des bourgeons *b* et b'_1 dont les hampes florales étaient différenciées mais desséchées. Les racines ont été enlevées ainsi que les écailles, dont on voit les lignes d'insertion. Récolté en avril. Gr. 1.

Fig. 21-22. — Pieds à hampe souterraine.

21. — Développement sur un vieux rhizome d'un bourgeon de second ordre *b*, prêt à donner une hampe enterrée ; *i*, limite supérieure de la zone infestée ; *rr*, racines ; *tt*, racines formant des tubercules terminaux. Récolté en avril. Gr. 2.

22. — Hampe souterraine contournée portant des fruits dont plusieurs contenaient des graines en germination, R, rhizome desséché. Récolté en septembre. Gr. $^1/_2$.

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE PHYSIOLOGIE ET DE CHIMIE

VÉGÉTALES

PARUS DE 1893 à 1900 (*Suite*)

Expérimentalement, la disparition des alcaloïdes dans les plantes n'est jamais accompagnée d'une augmentation concomitante des substances albuminoïdes; tandis qu'en provoquant une diminution des matières protéiques, la proportion d'alcaloïde augmente notablement.

Les alcaloïdes sont donc des déchets de l'activité cellulaire, et leur production doit être considérée comme un phénomène très général chez les plantes.

La plante est capable de détruire son alcaloïde. Dans certains cas, la destruction peut probablement se manifester très tôt et avec assez d'intensité pour que la plante paraisse ne pas former d'alcaloïde

Enfin toutes les localisations montrent que ces corps servent à la protection de la plante.

Les conclusions précédentes ne sont pas acceptées par tous les physiologistes. Ainsi Albo (1) reprenant l'opinion de Boussingault qui avait dit que « dans les germes de la Pomme de terre, la *solanine* paraît remplacer l'asparagine » considére cette solanine comme un aliment pour la plante et rappelle que Dehérain en fait la forme de voyage des matières albuminoïdes.

L'auteur a constaté que pendant la première période de la vie de la plante, l'alcaloïde disparaît peu à peu, aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité ou que dans une atmosphère dépourvue d'acide carbonique, comme s'il constituait une réserve nutritive. Il a remarqué en outre que plus tard, ce corps reparaît au cours du développement normal de la jeune plante à la lumière. Il admet donc que la solanine est un véritable produit de réserve et que sa présence dans les tissus des Solanées est étroitement liée au processus d'assimilation.

Mais Clautriau fait remarquer que ces conclusions d'Albo sont basées sur des données microchimiques demandant à être retrouvées par la voie qualitative ordinaire; il y aurait toujours de la solanine au début du développement; mais elle se trouverait dans des cellules

(1) Albo : *Sulla funzione fisiologica della Solanina* (Estratto da A. Borzi, Contrib. Biol. végét. vol. II, fas. III, 1899).

Digitized by Google

s'enrichissant en eau qui diluerait beaucoup la solution d'alcaloïde, ce qui rendrait infructueux l'essai microchimique; dans la suite, l'activité de la plante augmentant, les déchets, la solanine notamment, apparaîtraient en grande quantité.

Comme preuve du rôle de réserve nutritive joué par la solanine, Albo cite des recherches de Meyer (1) qui a déterminé la quantité de cette substance contenue dans les jets de Pomme de terre à différents moments; mais ces recherches ne sont pas démonstratives; en effet, à l'obscurité la proportion d'alcaloïde diminue bien avec le développement des jets mais on ne sait ce que devient la quantité absolue trouvée à l'origine et c'est précisément ce qui importait; or l'auteur a négligé de nous renseigner sur ce point. Mais Clautriau a montré, dans ses recherches sur le Caféier et le Thé, que la théobromine ne diminue pas quand on met la plante dans l'impossibilité d'assimiler ou d'élaborer des matériaux azotés.

Matières albuminoïdes et dérivés. — O. Loew (2) revient sur les recherches qu'il a exécutées autrefois avec Bokorny sur l'existence chez les plantes d'une matière protéique en solution, différente des matières protéiques ordinaires. Les réactions de ce corps ne sont pas celles du protoplasma vivant ni mort pas plus d'ailleurs que celles des albuminoïdes solubles connus. Dans un grand nombre d'organes végétaux on peut, en effet, à l'aide de solutions étendues de caféine ou d'antipyrine provoquer l'apparition de globules transparents incolores que l'auteur nomme *protéosomes*. Si l'on soustrait de l'eau brusquement à ces corps, ils se coagulent. Ils ne se forment pas quand la plante croît dans un milieu non azoté. Cette albumine que l'auteur considère comme une substance de réserve réduit les solutions alcalines très étendues de nitrate d'argent en noircissant : elle retient très énergiquement l'eau, absorbe l'ammoniaque et devient insoluble, enfin elle est influencée par les solutions de caféine, d'antipyrine, par l'acide acétique étendu, les vapeurs d'éther et l'alcool à 10 ou 20 p. 100.

Dahikuhara (3), travaillant d'après les idées de Loew, trouve que l'albumine active forme la majeure partie des matières protéiques de réserve. Au fur et à mesure que les protéosomes diminuent, l'asparagine augmente. Or, Loew pense précisément que l'asparagine peut provenir directement des sucres et de l'ammoniaque ou bien de la désintégration des matières albuminoïdes. Cette albumine active, produit de synthèse duquel dérive l'albumine passive moins instable, se ren-

(1) Meyer : *Ueber den Gehalt der Kartoffeln an Solanin und ueber die Bildung, während der Keimung* (Archiv. f. experim. Pathol. und Pharmakol. XXXVI 369; 1895.

(2) O. Loew. *Coll. of Agr. Tokio Bull*, vol. II, n. 1, p. 23; n. 2, p. 43; n. 7, p. 494.

(3) Dahikuhara. Même recueil, vol. II, n. 2, p. 79.

Digitized by Google

contre souvent dans les fleurs. Les protéosomes existent en plus grande abondance à l'ombre qu'à la lumière; les jeunes feuilles en contiennent plus que les vieilles et il y en a autant dans les parties blanches des feuilles panachées que dans les parties vertes.

Prianischnikow (1) soulève aussi, au sujet des matières albuminoïdes, cette question de l'origine de l'asparagine. Il se demande si réellement comme le croient Pfeffer et Borodine, l'asparagine se formant dans les cotylédons est bien régénérée à l'état de matière albuminoïde dans la plantule en s'unissant aux hydrates de carbone. Or, si ceux-ci viennent à manquer, l'asparagine s'accumule comme on le constate chez les plantes ayant germé à l'obscurité.

Boussingault, au contraire, croyait que l'asparagine représente chez les plantules étiolées un produit d'oxydation des matières albuminoïdes comme l'est l'urée chez les animaux; mais sous l'influence de la lumière, les phénomènes de synthèse reprenant le dessus, l'asparagine est utilisée ou disparaît.

Or, Oskar Müller, en 1886, a essayé de vérifier expérimentalement l'hypothèse de Boussingault. En plaçant des rameaux non détachés d'une plante à l'obscurité ou dans une atmosphère dépouillée d'acide carbonique, il a vu que l'asparagine s'accumulait, alors que partout, les hydrates de carbone arrivaient toujours des organes qui assimilaient.

Par contre Monteverde, grâce à ses recherches, a cru pouvoir conclure en faveur de l'hypothèse de Pfeffer. Il plaçait deux tiges vertes de Pois, l'une dans l'eau distillée, l'autre dans de l'eau distillée additionnée de sucre et maintenait le tout à l'obscurité dans des atmosphères dépouillées de gaz carbonique. Or, dans l'eau distillée, il ne s'est pas formé d'amidon, mais il y a eu de l'asparagine; dans l'eau additionnée de sucre, il n'y a pas eu apparition de ce dernier corps; à l'aide des hydrates de carbone par conséquent, l'asparagine a été régénérée sous forme albuminoïde.

Mais Prianischnikow fait remarquer que selon Nadson, la croissance des plantes cesse dans des solutions de sucre; il pourrait donc tout simplement ne pas s'être formé d'asparagine. Il a alors placé les deux tiges dans l'eau distillée à l'obscurité et a fait l'analyse de l'une d'elles quand la destruction de la matière albuminoïde a commencé; il a analysé l'autre plus tard pour voir si l'asparagine formée a bien été régénérée sous forme albuminoïde. Les résultats ont été négatifs. Donc, selon l'auteur, la solution de sucre suspend la formation d'asparagine comme elle suspend la croissance.

Lœw (2) se basant sur les expériences de Kinhosita (3) qui montrent que les plantes ayant reçu de l'azote ammoniacal augmentent beaucoup plus leur teneur en asparagine que lorsqu'on leur donne de

(1) Prianischnikow. Land. Vers., t. 49, p. 459, 1896.
(2) Lœw. Centralbl. f. Agrik. Chem. 1896, p. 401.
(3) Kinhosita. Même recueil, p. 597.

Digitized by Google

l'azote nitrique, en conclut qu'il y a là une source nouvelle de formation d'asparagine, synthétique, celle-là, et qu'on doit ajouter à celle qui résulte de la décomposition des albuminoïdes. De plus, l'auteur combat les conclusions d'Oskar Müller et montre que l'asparagine peut réellement se transformer en matières protéiques à l'abri de la lumière quand il y a apport de fortes quantités d'hydrates de carbone, tels que du glucose ou bien encore de glycérine et même d'alcool méthylique (1).

En somme, selon Lœw, l'asparagine s'accumule quand les matières albuminoïdes sont très énergiquement désassimilées ou bien quand le végétal absorbe des sels ammoniacaux. A l'obscurité ou bien encore à la lumière, mais alors sans acide carbonique, les plantes vertes perdent leur réserve d'hydrates de carbone par la respiration; leurs matières protéiques peu oxydables sont peptonisées; il y a formation d'acides amidés, avides d'oxygène et pouvant par la respiration abandonner de l'ammoniaque libre; comme ces acides amidés donnant aussi de l'aldéhyde formique l'asparagine apparaît comme précédemment; donc dans les deux cas le phénomène est le même au fond. Si des quantités d'hydrates de carbone suffisantes se produisent par suite de l'assimilation, elles s'unissent à l'asparagine et régénèrent des matières albuminoïdes.

Schulze (2) a étudié la répartition de la *glutamine* chez des Crucifères, des Caryophyllées, des Chénopodiacées, des Conifères. Les résultats de ces travaux joints à ceux que l'auteur a obtenus autrefois montrent que la glutamine existe dans les familles les plus éloignées du règne végétal. Il y en a dans les germes d'un certain nombre de plantes qui ne contiennent pas d'asparagine. Il y a donc des plantes chez lesquelles la forme de voyage des matières azotées est la glutamine au lieu de l'asparagine. Rappelons que la glutamine qui a pour formule $C^5H^8\ AzO^2\ AzH^2$ est l'homologue de l'asparagine, de même que l'acide glutamique $C^5H^9\ AzO^4$ ou encore $CH^2 < \begin{matrix} CH\ (AzH^2)\ COOH \\ CH^2\ COOH \end{matrix}$ est l'homologue de l'acide aspartique.

Selon Shorey (3) le principal composé amidé de la Canne à sucre est le *glycocolle* et non l'asparagine. Ce glycocolle paraît exister normalement pendant tout le cours du développement de la Canne. Peut-être existe-t-il aussi chez les Graminées ce qui expliquerait l'existence de l'acide hippurique dans l'urine des herbivores.

Osborne (4) a extrait de l'Avoine d'une part, de la noix de Para de l'autre, des *globulines* cristallisées différentes surtout en ce qui concerne les proportions d'azote et de soufre et la solubilité. Les globulines cristallisées du chenevis, du Ricin, des graines de Potiron et de celles

(1) Voir aussi Kinhosita : Coll. Ag. Tokyo. Bull. vol. II, n. 4, p. 196.
(2) Schulze. Land. Vers. XLIX 442; 447, 1897.
(3) Shorey. Journ. Amér. Chem. Soc. XIX, n° II; p. 1181, 1897.
(4) Osborne. Connec. Exp. Stat. New-Haven, p. 138, 1893.

Digitized by Google

du Lin sont presque identiques aussi bien en ce qui concerne leur composition élémentaire qu'en ce qui concerne la solubilité dans la glycérine et dans les solutions de sel marin et de sulfate de magnésie.

Le même auteur a trouvé dans les grains de Blé : une *globuline* qui appartient à la classe des *vitellines* végétales ; une *albumine* coagulable à 52° mais qui diffère de l'albumine animale en ce qu'elle est précipitée quand on sature la solution avec du chlorure de sodium ou du sulfate de magnésie ; une *protéose* qui s'obtient après avoir écarté la globuline par la dialyse et l'albumine par la coagulation en saturant la solution de chlorure de sodium ou en ajoutant une solution du même sel à 20 p. 100 acidulée avec de l'acide acétique; de la *gliadine*, soluble dans l'alcool faible et que Dumas et Cahours avaient désignée du nom de *gélatine végétale ;* de la *gluténine*, insoluble dans l'eau, les solutions salines et l'alcool étendu et qui n'est pas autre chose que la fibrine végétale de Liebig, Dumas et Cahours, la caséine de gluten de Ritthausen, la fibrine de gluten de Martin. Le *gluten* du Blé consiste précisément en gliadine et gluténine. La gliadine forme une matière visqueuse avec l'eau et agglutine les grains de farine, mais c'est la gluténine qui donne la consistance au gluten. Les sels solubles sont nécessaires à la formation du gluten parce que l'eau distillée dissout rapidement un des éléments la gliadine, mais ces sels minéraux sont en quantité suffisante dans l'albumen farineux du Blé.

Teller (1) expose, en se basant sur les travaux d'Osborne des méthodes de séparation quantitative des albuminoïdes du Blé.

Palladine (2) a repris les travaux de Weil, Vines, Green, Osborne sur les albumines végétales Il a isolé la *vitelline* du Lupin; or les propriétés de ce corps montrent qu'il est intermédiaire à la globuline et aux albumoses; c'est en somme une *albumose* douée de quelques propriétés de la globuline.

Le même auteur a extrait en outre, grâce au chlorure de sodium, des graines de *Lupinus luteus*, *Vicia Faba* et *Sinapis nigra* un composé calcique de la vitelline qui ne serait autre que la myrosine végétale de Weyl.

Enfin il pense que le nombre des matières albuminoïdes est moins grand qu'on ne le prétend à cause des confusions qui ont été faites (3).

A. Bach (3) a essayé d'expliquer le mécanisme chimique de la formation des matières azotées quaternaires chez les végétaux au sujet des azotates. Il semble certain, pense l'auteur, que la mise en liberté de l'acide azotique ou même de l'acide azoteux des azotates, précède la réduction de ceux-ci dans les plantes. En effet, l'extrême dilution des solutions salines, qui favorise la dissociation des sels, la présence de

(1) Teller. Arkansas Stat Bull. XLII, 81.

(2) Palladine. Zeit. f. Biologie XIII, p. 191, 1894.

(3) Signalons en passant les recherches de Fleurent sur les matières albuminoïdes végétales (voir C. R. Acad.), 4 décemb. 1893, 16 décemb. 1894, 22 juillet 1895

Digitized by Google

grandes quantités d'acide carbonique qui, en vertu de la loi des masses, peut jusqu'à un certain point développer l'acide azotique des azotates, la décomposition des azotates sous l'influence des radiations solaires, avec mise en liberté d'oxygène et formation d'azotites facilement décomposables par les acides organiques (L. Laurent. Bulletin de l'Académie royale des Sciences de Belgique, 3e série, t. XXI, p. 337), tous ces faits tendent bien à montrer que c'est sur les acides libres que porte la réduction. Or, la réduction la plus énergique a lieu dans les feuilles comme Berthelot et André l'ont démontré et il est naturel de supposer, comme l'a fait Armand Gautier, que le rôle du phénomène appartient à l'aldéhyde formique qui est un des produits de l'assimilation chlorophyllienne. L'auteur a donc été ainsi amené à étudier l'action de l'aldéhyde formique sur l'acide azotique. Or l'acide sulfureux réagissant sur l'acide azotique engendre de l'hydroxylamine $Az\ O^2\ H$ devient acide azoteux $O = Az - OH$, puis acide hypoazoteux ; $O - Az\ H$, puis par nouvelle soustraction d'oxygène il resterait le groupement $= Az\ H$ qui fixerait les éléments de l'eau pour donner de l'hydroxylamine $Az\ H^2 - OH$. Mais, dans les feuilles, l'hydroxylamine produite par réduction grâce à un corps comme l'aldéhyde formique, se trouvant en présence de cette aldhéhyde qui se produit sans cesse, s'y combinerait nécessairement pour donner de la formaldoxime $CH^2 = Az\ OH$, suivant la réaction connue. Mais les oximes manifestent une grande tendance à se transformer en amides et la formaldoxime pourrait bien se convertir en formiamide $CHO\ Az\ H^2$. La formaldoxime et la formiamide seraient donc les premiers termes quaternaires de la réduction des azotates dans les plantes. Or, par une série de recherches, l'auteur a pu, en faisant réagir l'acide azotique et l'adéhyde formique, mettre en évidence la production de formaldoxime, mais il n'a pu, d'une façon absolument nette, obtenir la transformation ultérieure de ce corps en formiamide.

Nous reviendrons du reste, au sujet de l'absorption et de l'assimilation, sur la grande question de la genèse des matières albuminoïdes aux dépens des nitrates.

Diastases (1). Les *actions diastasiques* ont pris, dans ces derniers temps, un rôle de plus en plus prépondérant dans l'explication des

(1) Consulter : Duclaux : *Traité de Microbiologie*, t. II. Paris : Masson, 1899.
Armand Gautier : *Chimie biologique normale et pathologique*. Paris, Masson, 1897. *Les toxines microbiennes et animales*. Paris, 1896.
Arthus : *Précis de Chimie physiologique*. Paris : Masson, 1901.
Effront : *Les énzymes et leurs applications*. Paris : Carré et Naud, 1899.
Green : *Die Enzyme*. Berlin : Parey, 1901. Cet ouvrage contient de très nombreux et très intéressants renseignements sur les diastases dans le règne végétal.

Digitized by Google

phénomènes de la vie. Mais les études complètes de cette question ressortent plutôt de la Chimie biologique. Nous retiendrons ici tout ce qui a trait à l'existence des diastases chez les végétaux et, chemin faisant, nous indiquerons brièvement, pour l'intelligence de ce qui suit ce chapitre, les remarquables résultats auxquels on est arrivé en ce qui concerne le rôle de ces substances organiques si singulières.

Une découverte importante faite dans ces derniers temps consiste dans la *réversibilité des phénomènes diastasiques*. Les diastases ne font pas seulement comme on le croyait autrefois un travail de destruction et d'analyse ; elles peuvent aussi faire œuvre de construction et de synthèse. Les forces, dit Duclaux, qui disloquent un éther en solution dans l'eau sont les mêmes que celles qui provoquent la combinaison de l'acide et de l'alcool de cet éther, lorsqu'on les met séparément dans le liquide. La décomposition de l'éther ne dépasse pas un certain degré qui est précisément celui dont se rapproche la recombinaison de l'acide et de l'alcool séparés et qui constitue ainsi un état d'équilibre réversible. Le premier phénomène, la décomposition, se fait avec hydratation et peut être rapproché de l'interversion du sucre ou de l'hydrolysation du maltose. Le phénomène inverse de reconstruction de l'éther aux dépens de l'acide et de l'alcool est une soustraction d'eau pendant la soudure des molécules. Or, selon Hill (1), la diastase qui transforme le maltose en glucose peut refaire du maltose aux dépens du glucose lorsqu'on augmente la concentration de la solution sucrée. Un phénomène de réversibilité analogue vient d'être mis en lumière par Hanriot pour la *lipase* (voir la prochaine Revue de Physiologie).

On doit à Buchner (2) une découverte non moins importante ; il s'agit de la fameuse diastase alcoolique qui fit jadis l'objet d'une discussion mémorable entre Pasteur et Claude Bernard. Pasteur croyait que la production de l'alcool aux dépens du glucose était une propriété spéciale et exclusive de la cellule vivante de Levure. Or, le savant chimiste allemand vient de prouver que la conception de Claude Bernard, qui était aussi celle de Traube et de Berthelot, est parfaitement fondée. C'est qu'en effet la *zymase* des globules de Levure n'exude pas naturellement comme la sucrase ; il faut, pour la mettre en liberté, broyer les cellules et alors on a, en dehors de celles-ci, un liquide qui peut produire la fermentation alcoolique. Dans la nature, par conséquent, cette fermentation est bien un phénomène intra-cellulaire.

En étudiant le latex de l'arbre à laque, G. Bertrand (3) a pu mettre

(1) A. Craft Hill. Journ. of the Chem. Soc. 1898, p. 634.
(2) Buchner. B. d. deut. Chem. Gesell. 1897, pp. 117, 1110, 2668.
(3) Bertrand : *Sur le latex de l'arbre à laque.* CR. CXVIII. 1215.
Sur la laccase et le pouvoir oxydant de cette diastase. CR. CXX. 266.
Sur la recherche et la présence de la laccase dans les végétaux. CR. CXXI. 166.

Digitized by Google

en évidence, dans cette émulsion, l'existence d'un ferment oxydant qu'il désigne sous le nom de *laccase*. C'est ce ferment qui fait prendre au latex sa teinte brune dès qu'il est abandonné à l'air et qui le fait se recouvrir d'une pellicule résistante, d'un noir intense, insoluble dans les dissolvants usuels. L'alcool empêche la transformation du latex et fournit, d'une part, un précipité chimiquement identique aux gommes et qui contient la laccase; d'autre part un liquide rubéfiant et très oxydable, le *laccol*; et c'est précisément sous l'action successive de l'oxygène et de la laccase sur le laccol que le latex se transforme en laque proprement dite Le laccol s'oxyde aussi bien en l'absence qu'en présence de la laccase, mais dans le premier cas il ne donne qu'une substance résinoïde, longtemps visqueuse et soluble dans l'alcool et non le dérivé noir insoluble qui caractérise la laque. Bien que le laccol et la laccase soient intimement mélangés dans le latex, la laque n'y prend pas naissance, car l'oxydation du laccol doit précéder l'action diastasique de la laccase. D'autre part, le laccol, naturellement oxydable, absorbe l'oxygène beaucoup plus vite et en plus grande quantité en présence du ferment.

L'auteur a pu en outre démontrer que, sous l'influence de la laccase, des corps artificiels, comme l'hydroquinone, le pyrogallol ou naturels comme le laccol, l'acide gallique et le tannin absorbent de l'oxygène de l'air et dégagent de l'acide carbonique. Or, cette laccase est très répandue chez les végétaux. On la met en évidence par l'action qu'elle exerce sur l'hydroquinone, sur le laccol, et surtout sur le pyrogallol en solution concentrée. On peut encore utiliser cette réaction extrêmement sensible qui consiste dans la coloration bleue prise par la *résine de gayac* en s'oxydant sous l'influence combinée de l'air et de la laccase. On peut souvent reconnaître qu'un organe végétal renferme de la laccase en le coupant et en imbibant la section fraîche avec de la teinture de gayac; la section se colore presque aussitôt en bleu et le procédé réussit parfaitement avec les tubercules de Dahlia et la Pomme de terre; le rhizome du Balisier, les racines de la Betterave et du Navet, la tige de l'Asperge, les pétales de Gardénia, les pommes, les poires, les coings. L'auteur a pu même isoler la laccase dans un grand nombre de plantes; ce sont les organes en voie de développement rapide qui sont les seuls riches en ferment.

La laccase n'a pas d'action sur la tyrosine. Or, c'est cette dernière substance qui, dans les tubercules de Dahlia ou de Pomme de terre, dans le *Russula nigricans*, s'oxyde au contact de l'air en produisant une coloration rouge, puis noire. BERTRAND (1) a montré que ce phénomène a lieu, grâce à un ferment spécial, différent de la laccase, la

(1) Bertrand : *Sur une nouvelle oxydase, ou ferment soluble oxydant, d'origine végétale.* CR. CXXII, 1215.
Sur la présence simultanée de la laccase et de la tyrosinase dans le suc de quelques Champignons. CR. CXXIII. 463.

Digitized by Google

tyrosinase. La laccase n'étant donc pas le seul ferment soluble oxydant qu'on rencontre chez les végétaux, doit être regardée comme le type d'une série de substances analogues que l'auteur désigne sous le nom d'*oxydases*, universellement accepté aujourd'hui.

En partant d'un même suc issu de certains Champignons (*Russula cyanoxantha*, *R. delica*), le même auteur a pu obtenir, d'un côté un liquide très riche en laccase, mais sans action sur la tyrosine; de l'autre une solution manifestant à peine les réactions de ce ferment soluble, mais possédant de la tyrosinase. On peut donc admettre l'individualité de la laccase et celle de la tyrosinase ainsi que la présence simultanée de ces deux ferments dans le même suc végétal.

(*A suivre*). ED. GRIFFON.

428 — Lille imp. Le Bigot frères. Le Gérant: Th. Clerquin.

Digitized by Google

OBSERVATIONS

SUR LA

DISTRIBUTION DES POILS A LA SURFACE DE LA TIGE

CHEZ QUELQUES ESPÈCES HERBACÉES

par Aug. DAGUILLON

Le revêtement pileux que portent les tiges de nombreuses plantes herbacées n'est pas toujours uniformément distribué à la surface de ces organes. Ayant examiné avec quelque attention le mode de distribution de ce revêtement chez un certain nombre d'espèces printanières très communes de notre flore, j'ai été amené à faire quelques observations que bien d'autres, sans doute, ont dû faire avant moi, mais dont je n'ai cependant trouvé aucune mention dans les traités généraux que j'ai pu consulter ; tout au plus, les ouvrages descriptifs y font-ils, à propos de quelques espèces, des allusions dépourvues de précision. Comme ces observations ne m'ont pas paru absolument dénuées d'intérêt, j'ai pensé qu'il ne serait pas mauvais de leur donner quelque publicité, ne serait-ce que pour provoquer de la part d'autres chercheurs des observations du même ordre.

Examinons avec quelques détails deux espèces, qui nous serviront de types, auxquels nous pourrons en rattacher quelques autres.

Veronica hederaefolia L.

Pour plus de clarté, donnons d'abord un aperçu d'ensemble sur l'architecture générale du corps de la plante dans cette espèce, qui, on le sait, est annuelle (Voir fig. 45 et 46).

Les cotylédons (C, C'), épigés et brièvement pétiolés, ont un limbe à contour entier et ovale, assez différent d'aspect de celui des feuilles proprement dites, qui est trilobé avec lobe médian plus

Digitized by Google

grand que les lobes latéraux. Au-dessus de ces cotylédons, après un premier entrenœud, ordinairement assez court, la tige principale (T_1) porte une première paire de feuilles opposées (F_1), dont le plan d'insertion est perpendiculaire à celui de cotylédons. Puis vient une série de feuilles alternes, dont chacune protège à son aisselle un pédoncule porteur d'une fleur : la tige principale se termine ainsi en une sorte de grappe simple.

A l'aisselle de chacun des cotylédons se développe une tige secondaire (T_2), robuste et dont le calibre égale bientôt celui de la tige principale. Comme la tige principale, cette tige secondaire

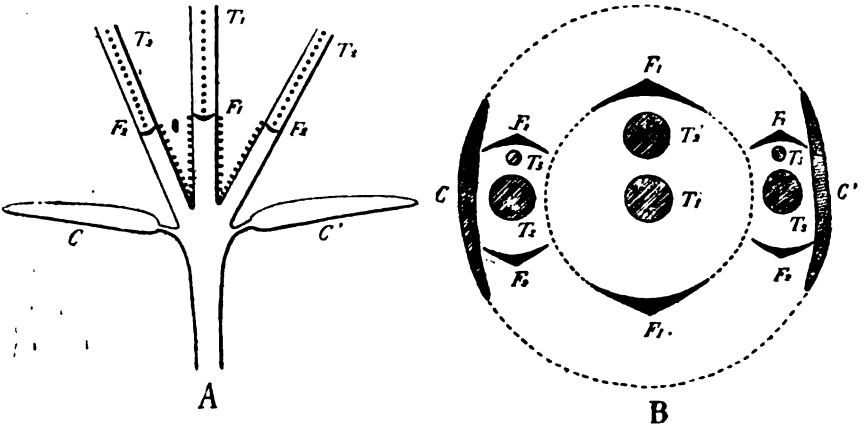


Fig. 45 et 46. — *Veronica hederæfolia* (Schéma de la ramification : A, en perspective ; B, en projection horizontale).

porte, après un premier entrenœud, une première paire de feuilles opposées (F_2), dont le plan d'insertion est aussi perpendiculaire à celui des cotylédons. Cette première paire est encore suivie d'une série de feuilles alternes, avec pédoncules axillaires terminés chacun par une fleur. On voit généralement paraître, entre le cotylédon et la tige secondaire née à son aisselle, un ramuscule dont le développement retarde très sensiblement sur celui de la tige secondaire.

On pourrait penser que les deux premières feuilles opposées (F_1 ou F_2) que porte la tige, soit principale, soit secondaire, supportent chacune un rameau axillaire. En général, une seule est dans ce cas, et quand toutes deux se comportent ainsi, l'un des

Digitized by Google

deux rameaux axillaires se développe plus rapidement et plus complètement que l'autre. D'ailleurs ces rameaux (T'_2, T_2) sont généralement dépourvus de feuilles opposées et portent, dès leur base, des feuilles alternes, abritant des pédoncules floraux.

Telle est l'architecture générale d'un individu de petite taille. Dans les individus plus vigoureux la ramification peut être plus abondante, notamment par suite du développement complet des deux ramuscules voisins des cotylédons et dont il a été question plus haut.

Ceci posé, examinons la distribution des poils à la surface des tiges de divers ordres.

L'axe hypocotylé est à peu près dépourvu de poils ; mais il n'en est pas de même des parties situées au-dessus des cotylédons. A première vue, tout le système caulinaire se montre couvert d'un revêtement pileux assez lâche et qui peut paraître uniforme ; mais il suffit de l'examiner d'un peu plus près pour s'assurer que, sur chaque entrenœud, les poils sont plus abondants et plus serrés au voisinage d'une ou de deux génératrices, suivant le niveau étudié, de telle sorte qu'il se constitue une ou deux bandes plus chargées de poils, que nous pourrons appeler, pour faciliter le langage, des *bandelettes pilifères* : on les distingue aisément en imprimant à la tige, tenue entre les doigts, un mouvement de rotation autour de son axe, de manière à faire jouer la lumière à sa surface, ou en observant cette dernière très obliquement, le rayon visuel étant presque parallèle à l'axe de la tige.

Sur la tige principale, le premier entrenœud, immédiatement superposé aux cotylédons, porte deux bandelettes diamétralement opposées, qui regardent les tiges secondaires, nées à l'aisselle des cotylédons.

L'entrenœud suivant, qui surmonte la paire de feuilles opposées, ne porte généralement plus qu'une seule bandelette, située sur la face qui regarde la tige secondaire née à l'aisselle d'une de ces deux feuilles. Quand, par exception, les deux feuilles supportent deux tiges secondaires plus ou moins équivalentes, la surface de la tige principale offre encore à ce niveau deux bandelettes diamétralement opposées. Qu'il y en ait une ou deux, il résulte de la décussation des feuilles opposées par rapport aux cotylédons, que les bandelettes du second entrenœud sont toujours situées dans un plan

Digitized by Google

diamétral perpendiculaire à celui qui contient les bandelettes du premier.

Sur les entrenœuds suivants, dont chacun surmonte une feuille isolée, mère d'un pédoncule floral, on ne remarque plus, d'une manière constante, qu'une seule bandelette, qui regarde le pédoncule. Nettement distincte au voisinage immédiat de la feuille avec laquelle elle est en relation, cette bandelette s'efface peu à peu ; les poils qui la composent s'écartent progressivement les uns des autres et semblent s'étaler à la surface de la tige. A une hauteur déterminée, l'état du revêtement pileux de cette dernière est, si on peut ainsi parler, la résultante de toutes les bandelettes formées plus bas et, comme ces bandelettes tendent à se confondre latéralement les unes avec les autres, ce revêtement peut, au premier abord, paraître tout-à-fait uniforme.

Voyons maintenant ce qu'on observe sur les tiges secondaires.

Chacune des deux tiges robustes nées à l'aisselle des cotylédons porte sur son premier entrenœud au moins une bandelette, opposée à celle que présente, en regard, le premier entrenœud de la tige principale. Parfois on observe une autre bandelette, moins riche, sur la face opposée ; mais il est bon de remarquer que sa présence coïncide avec celle du ramuscule dont j'ai signalé plus haut la formation fréquente au-dessus du pétiole cotylédonaire. Sur le second entrenœud de la tige secondaire, on ne remarque généralement qu'une bandelette, qui regarde la tige tertiaire née à l'aisselle d'une des deux feuilles de la première paire. Quant aux entrenœuds suivants, ils n'ont jamais qu'une bandelette, prenant exactement naissance à l'aisselle de la feuille immédiatement inférieure, lieu d'origine d'un pédoncule floral.— Même disposition à la surface des tiges secondaires qui partent du second nœud de la tige principale.

Enfin les pédoncules floraux, — qu'ils soient portés par la tige principale ou par une tige secondaire —, ne présentent jamais qu'une seule bandelette pilifère : elle suit, à la surface du pédoncule, la génératrice qui regarde sa tige mère, et elle est ainsi directement opposée à la bandelette pilifère de celle-ci.

En résumé, dans cette espèce, *chaque fois qu'à l'aisselle d'une feuille* (qu'il s'agisse d'un cotylédon ou d'une feuille proprement dite) *se développe un rameau, l'entrenœud de la tige mère immédiatement superposé à la feuille axillante porte, exactement au-dessus de*

Digitized by Google

celle-ci, une bandelette pilifère, à laquelle en est directement opposée une autre, portée par la surface du rameau axillaire.

Notons, en passant, ce fait que, de deux feuilles opposées (aux niveaux où se rencontre cette disposition phyllotaxique) il n'y en a généralement qu'une seule à l'aisselle de laquelle un rameau se développe normalement. Il semble que la disposition alterne, qui s'observe dans toute la partie supérieure de la tige, de quelque ordre qu'elle soit, se dessine déjà dans la ramification, même au niveau où les feuilles sont encore opposées.

Dans leur description de cette espèce, Grenier et Godron signalent bien des « tiges couchées, rameuses, *pubescentes* » ; mais ils ne disent rien de l'inégalité de distribution des poils.

Plusieurs autres espèces du même genre présentent des particularités analogues à celles que nous venons de signaler.

Chez *Veronica Chamaedrys* L., espèce vivace, la partie inférieure des tiges aériennes porte des feuilles opposées et, au niveau de chaque paire de feuilles, aux aisselles de ces deux organes, se forment des bourgeons dont le développement est à peu près égal : l'entrenœud immédiatement superposé à une telle paire de feuilles porte deux bandelettes pilifères opposées, dont chacune correspond exactement à l'aisselle d'une de ces feuilles ; ces bandelettes sont constituées par des poils longs, recourbés et comme frisés à leurs extrémités. D'un nœud au suivant, les feuilles sont décussées ; d'un entrenœud à l'autre le plan qui contient les deux bandelettes pilifères tourne autour de l'axe de la tige d'un angle de 90°. — Vers l'extrémité de la tige, les feuilles sont toujours opposées; seulement à l'aisselle de chaque feuille se développe, non plus un rameau végétatif, mais bien l'axe d'une grappe de fleurs, nées aux aisselles de feuilles alternes : l'axe de la grappe, ainsi que les pédicelles floraux, sont chargés de poils; mais il semble dificile d'y reconnaître des bandelettes distinctes. — On voit que, dans cette espèce encore, *la distribution des poils*, au moins dans la partie végétative de la tige, *paraît suivre une loi qui dépend de celle de la ramification.*

Grenier et Godron disent bien que cette espèce a une « tige *munie de deux lignes de poils opposées* » et des « pédicelles étalés, dressés, *pubescents*, ainsi que l'axe floral », mais sans insister sur

Digitized by Google

les rapports qui existent entre la situation des lignes de poils et celle des feuilles ainsi que de leurs rameaux axillaires.

Chez *Veronica arvensis* L., espèce annuelle, la partie inférieure et stérile de la tige porte des feuilles opposées-décussées. et dans chaque paire les deux aisselles sont occupées par des rameaux ; dans la partie supérieure de la tige, la disposition des feuilles devient alterne et dans chaque aisselle se développe un pédicelle floral. A la surface d'un entrenœud de la partie stérile, on observe deux bandelettes pilifères opposées, dont chacune correspond à l'une des feuilles et à l'un des rameaux du nœud inférieur ; à la surface de la partie fertile, la distribution des poils devient diffuse. Grenier et Godron signalent des « *poils articulés, disposés sur deux rangs dans le bas de la tige* » : observation exacte ; mais il y a lieu, semble-t-il, de la compléter par l'énoncé de la relation qui existe, ici encore, entre le nombre et la situation de ces rangs de poils, d'une part, et la ramification de la partie végétative des tiges, de l'autre.

Stellaria media Vill.

Grenier et Godron, dans leur description de cette espèce si vulgaire, signalent des « tiges nombreuses, étalées, diffuses, redres-« sées, glabres *et parcourues dans leur longueur par une ligne de poils étalés* ». Le Maout et Decaisne (Flore des Jardins et des Champs) donnent plus de précision à l'énoncé du caractère qui nous intéresse quand ils disent la « *tige marquée d'une ligne de poils qui alter-« nent d'un entrenœud à l'autre* ».

Étudions de plus près ce caractère (fig. 47 à 49).

On sait que chez le Mouron des Oiseaux les feuilles (F) sont opposées-décussées. Mais si on observe le mode de ramification de la tige (A et B : T_1), on remarque, au moins dans sa partie inférieure, que des deux bourgeons axillaires qui devraient se développer au niveau de chaque nœud, bien souvent un seul fournit une branche (T_2), ou tout au moins l'un d'eux a un développement beaucoup plus précoce que l'autre. D'ailleurs, la branche, comme la tige principale, porte des feuilles opposées-décussées et la première paire de feuilles de la branche est dans un plan perpendiculaire à celui de la paire de feuilles portée par le nœud générateur de cette branche. Si on note les positions des bourgeons et des branches à la surface de la tige,

Digitized by Google

on constate que, d'un nœud au suivant, le plan diamétral de la tige qui contient le point d'insertion du bourgeon ou de la branche tourne autour de l'axe de la tige d'un angle de 90°, de telle sorte que les points d'insertion consécutifs sont répartis à la surface de la tige le long d'une hélice fictive qui laisse de côté une moitié des feuilles. Il résulte de là que, tandis que la disposition phyllotaxique est opposée, la ramification est spiralée. C'est un fait qui s'observe, d'ailleurs, comme on le sait, chez bon nombre de plantes à feuilles opposées, chez les *Galium* entre autres, et que les frères Bravais signalent déjà, après Poiteau : « M. Poiteau a remarqué (Ann.

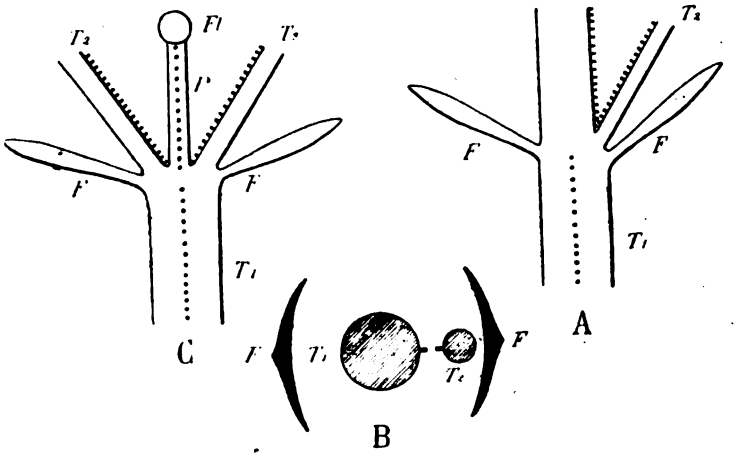


Fig. 47 à 49. — *Stellaria media*. — A et B, schéma de la ramification (A, en perspective ; B, en projection horizontale) ; C, schéma de l'inflorescence, en perspective.

» d'Hortic., t. XV, p. 139), que plusieurs Caryophyllées ont leurs » gemmes développés en spirale, et par conséquent la moitié des » feuilles est privée de bourgeons. Nous avons vérifié ce fait dans » les *Lychnis calcedonica, dioïca, Alsine media, Sagina procumbens,* » *Galium saccharatum* (non Caryoph) » (1).— D'ailleurs, le sens dans lequel s'enroule l'hélice n'a rien de déterminé : il est *dextrorsum* dans certains individus, *sinistrorsum* dans d'autres. Il en est de cette hélice comme de celle qui, dans le cas de feuilles alternes, com-

(1) L. et A. Bravais : *Essai sur la disposition générale des feuilles curvisériées* (Ann. Sc. nat., 1839, XII).

Digitized by Google

prend les points d'insertion successifs de ces organes. Ch. Bonnet (1) et, après lui, les frères Bravais (2) avaient déjà reconnu que cette hélice peut monter indifféremment *dextrorsum* ou *sinistrorsum*. Le sens de l'enroulement de l'hélice qui nous occupe ici peut être le même à la surface de la tige principale et de ses ramifications; mais il peut arriver aussi qu'il diffère de l'une à l'autre. Ces différences entre les tiges de divers ordres d'un même individu permettaient de supposer (ce que j'ai vérifié expérimentalement) que le caractère dextrorse ou sinistrorse de l'hélice n'a rien d'héréditaire: j'ai recueilli des graines d'un certain nombre de pieds de *Stellaria media* où toutes les hélices étaient dextrorses, et, les ayant fait germer, j'ai obtenu indifféremment des individus à hélice dextrorse ou à hélice sinistrorse; même variabilité chez les individus obtenus avec des graines fournies par des pieds à hélice sinistrorse.

On sait de quelle nature est l'inflorescence de *Stellaria media* (fig. 49, C). Après avoir produit un certain nombre de feuilles végétatives, la tige, principale ou secondaire, (T_1) forme un dernier entrenœud, beaucoup plus grêle, que termine une fleur (Fl) et qui prend, par conséquent, la valeur d'un pédicelle (P); celui-ci est rejeté latéralement par le développement de deux rameaux (T_2) nés en face l'un de l'autre, aux aisselles des deux dernières feuilles végétatives (F). Puis chacun de ces deux rameaux se comporte comme la tige mère et produit toute une série de feuilles végétatives avant de se terminer en pédicelle floral. C'est une inflorescence en cyme bipare.

Or, quelle est la distribution des poils à la surface des tiges d'ordres divers (tige principale, tiges secondaires,... pédicelles floraux) dont nous venons d'indiquer la disposition générale ?

Considérons (fig. 45 et 46, A et B) un entrenœud moyen, dans la partie végétative de la tige principale (T_1). Sa surface est en grande partie glabre et lisse. Le long d'une seule génératrice nous remarquerons une ligne extrêmement nette de poils, qui s'étend d'une

(1) Ch. Bonnet: *Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes et sur quelques autres sujets relatifs à l'histoire de la végétation*, Gœttingue et Leyde 1754 (3e mémoire: *De l'arrangement des feuilles sur les tiges et sur les branches et de celui qu'on observe dans quelques autres parties des plantes*; p. 178).

(2) L. et A. Bravais: *Essai sur la disposition des feuilles curvisériées* (Ann. Sc. nat, 1837, VII).

Digitized by Google

extrémité à l'autre de l'entrenœud. Si nous cherchons à fixer la situation de cette génératrice, nous verrons qu'elle est exactement superposée à l'une des feuilles (F) du nœud immédiatement inférieur et précisément à celle qui protège, à son aisselle, soit un bourgeon nettement différencié, soit un rameau déjà bien développé (T_2). Dans ce dernier cas, le premier entrenœud du rameau portera une ligne de poils faisant exactement vis-à-vis à celle de la tige principale qui lui a donné naissance.

Sur l'entrenœud suivant, même distribution des poils, et en même temps que le plan de ramification de la tige, on voit, d'un entrenœud à l'autre, tourner de 90° la génératrice pilifère.

Lorsqu'on arrive à l'extrémité fertile de la tige (fig. 49, C), on voit la ligne de poils se continuer sans déplacement à la surface du pédicelle floral (P). Quant aux deux rameaux végétatifs opposés (T_1) qui prennent naissance au niveau où se différencie le pédicelle, chacun d'eux porte, à la surface de son entrenœud inférieur, une ligne pilifère directement opposée à l'autre rameau : les deux lignes pilifères se font exactement vis-à-vis. Avec ce point de départ, la distribution des poils à la surface de ces deux rameaux suit d'ailleurs exactement la même loi que pour la tige principale. Ajoutons qu'il en est de même pour les rameaux nés plus bas sur la tige principale, le long de l'hélice qui a été définie ci-dessus.

En résumé, on voit que dans cette espèce, aussi bien que chez *Veronica hederaefolia*, étudiée plus haut, *un entrenœud de la tige végétative immédiatement superposé à un rameau axillaire porte, exactement au-dessus de ce rameau, une ligne pilifère, à laquelle en est directement opposée une autre, portée par le premier entrenœud du rameau axillaire.* La portion terminale et fertile de la tige, placée au-dessus de deux rameaux opposés, se comporte d'une manière spéciale, que peut expliquer, avec la nature de cette dernière ramification, le rejet latéral du pédicelle floral.

Ici encore il semble donc exister une relation entre la distribution des poils à la surface de la tige et son mode de ramification.

Plusieurs espèces de Caryophyllées m'ont paru présenter des caractères analogues à ceux que je viens de signaler chez *Stellaria media*. Je citerai *Cerastium glomeratum* Thuill. (= *C. viscosum* L.),

Digitized by Google

qui offre une distribution des poils à la surface de ses tiges de divers ordres tout à fait analogue à celle de *St. media*.

Chez *Arenaria trinervia* L., les entrenœuds de la partie végétative de la tige portent deux bandelettes pilifères opposées, dont chacune est exactement superposée à l'une des feuilles du nœud immédiatement inférieur. D'un entrenœud au suivant, en même temps que le plan d'insertion des feuilles, on voit tourner de 90° le plan diamétral de la tige qui contient ces deux bandelettes. Or ici, comme chez *Stellaria media*, alors que la disposition phyllotaxique est opposée, la ramification est spiralée. Il semble donc que nous ne retrouvions plus la correspondance observée jusqu'ici entre la situation des bandelettes pilifères et celle des rameaux. Il faut ajouter que, des deux bandelettes pilifères que porte un entrenœud, la plus large est celle qui est superposée à la feuille non axillante, ce qui accuse encore une certaine relation entre la distribution des poils et la ramification, relation inverse, il est vrai, de celle que j'ai signalée précédemment et présentant moins de netteté. Remarquons, d'ailleurs, que le dernier entrenœud de la tige végétative se différencie encore en un pédicelle floral, rejeté sur le côté par le développement de deux rameaux opposés à l'aisselle des deux dernières feuilles.

Chez *Scleranthus annuus* L., de la famille des Illécébrées, les feuilles sont opposées et connées à leur base. A chaque nœud un des deux bourgeons se développe mieux que l'autre, et les bourgeons principaux successifs occupent à la surface de la tige une hélice dextrorse ou sinistrorse. Or chaque entrenœud porte deux bandelettes pilifères opposées et sensiblement inégales : l'une, la plus large, correspondant à une partie un peu aplatie de la surface de la tige, est exactement superposée au rameau qui prend naissance au nœud inférieur ; l'autre, plus étroite, occupe la génératrice opposée, superposée à la feuille non axillante. Sur le rameau axillaire, la première bandelette principale fait vis-à-vis à celle de la tige mère. — L'inflorescence est en cyme : certaines branches latérales différencient leur dernier entrenœud en un pédicelle floral extrêmement raccourci qui supporte une fleur presque sessile et rejetée latéralement ; aux aisselles des deux dernières feuilles végétatives naissent deux rameaux opposés, dont l'un se développe

Digitized by Google

plus rapidement que l'autre et se termine, comme la branche mère, en pédicelle floral, etc.

On voit qu'ici la distribution des poils à la surface de la tige offre quelque analogie avec ce que nous avons observé chez *Arenaria trinervia* ; avec cette différence toutefois que l'inégalité de développement des deux bandelettes pilifères est en faveur de celle qui correspond à une feuille axillante, ce qui est plus conforme au cas général.

De ces observations un peu clairsemées il serait évidemment téméraire de vouloir tirer une conclusion générale autre que celle-ci :

Chez un certain nombre d'espèces herbacées il existe une relation entre la distribution des poils à la surface de la tige et la ramification de celle-ci, les poils étant ordinairement localisés ou plus abondamment développés au-dessus des bourgeons axillaires.

Il resterait à généraliser ces observations, s'il y a lieu, et à fournir une explication de la loi qu'elles semblent mettre en évidence.

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LE

BOIS DE CONIFÈRES DES TOURBIÈRES

par M. L. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE *(Fin)*

Composés pectiques

Je placerai ici, en première ligne, comme réactif colorant des composés pectiques, le rouge de ruthénium (oxychlorure ammoniacal de ruthénium).

Des coupes de bois de Pin ordinaire, traitées par une solution aqueuse au 5000e de ce réactif, montrent, après quelque temps, les colorations suivantes. D'une façon générale, la trame intercellulaire se colore mal ou ne se colore pas du tout et reste d'un blanc brillant et réfringent. Cependant dans le bois d'automne, certaines portions se colorent en rouge vif ; ce sont surtout de petits espaces lenticulaires qui se trouvent aux angles des trachéides. Les bords des rayons médullaires, vus en coupe transversale, présentent aussi des lignes d'un rouge vif. Mais même après une heure de contact avec le réactif, les choses en restent là.

Les trachéides du bois de printemps et d'été se colorent en beau rose net. Les trachéides du bois d'automne ne se colorent pas d'une façon sensible : elles gardent leur couleur naturelle qui est brun-jaunâtre.

En prolongeant le contact du ruthenium avec les coupes pendant un ou deux jours, on arrive à colorer partiellement, surtout au niveau des ponctuations aréolées, la lame intercellulaire des trachéides de printemps. Les trachéides d'automne absorbent aussi le colorant, mais d'une façon beaucoup plus irrégulière ; les lames intercellulaires ne se colorent pas, mais les parois épaissies dans les cloisons tangentielles se colorent plus que celles des cloisons radiales.

Digitized by Google

Si, d'autre part, on fait bouillir les coupes pendant un certain temps dans de l'eau légèrement acidulée avec de l'acide chlorhydrique, et qu'on prélève de temps en temps un échantillon pour le traiter par le rouge de ruthénium, on observe les modifications suivantes.

Après une dizaine de minutes d'ébullition, on constate que les lames intercellulaires qui, avant ce traitement, restaient incolores, absorbent très bien le rouge de ruthénium et se colorent d'une façon intense. La chose s'explique facilement si l'on admet que la lame intercellulaire est formée primitivement de pectate de calcium qui absorbe plus lentement le rouge de ruthénium que l'acide pectique lui-même. Le pectate est décomposé par l'acide chlorhydrique, avec formation de chlorure de calcium soluble, et isolement de l'acide pectique qui est insoluble. Cet acide se colore rapidement et d'une façon intense par le rouge de ruthénium.

Les petites plages observées primitivement aux angles des trachéides d'automne et le long des rayons médullaires, comme se colorant directement en rouge, sont sans doute des portions où l'acide pectique existait seul et non en combinaison avec la chaux.

En même temps on constate que cette courte ébullition dispose les parois épaisses des fibres d'automne à se colorer aussi sous l'influence du ruthénium.

La teinte obtenue est toutefois beaucoup plus faible que celle des lames intercellulaires et paraît être due à une sorte de combinaison de rose et de jaune brun clair, à moins toutefois qu'on ne prolonge longtemps l'action du colorant (un ou deux jours) auquel cas on obtient même sur le bois d'automne une belle coloration rouge. Il est probable qu'il y avait primitivement ici aussi du pectate de calcium. Mais celui-ci, mêlé à une forte proportion de cellulose et d'autres corps, ne donne en quelque sorte qu'une solution étendue d'acide pectique, et par la suite une coloration moins intense avec le ruthénium.

Les trachéides de printemps et d'été, dans les mêmes coupes, ont une paroi beaucoup moins épaisse, mais qui se colore rapidement par le ruthénium, comme on l'a vu, sans préparation préalable. Après une courte ébullition de dix minutes dans l'acide chlorhydrique étendu, les lames intercellulaires (pectate de calcium) deviennent colorables immédiatement; mais le reste

Digitized by Google

de la paroi se colore moins bien en rouge. Or si l'on admet que la substance pectique de ces membranes était primitivement la pectose, les choses se comprennent bien. La pectose, qui absorbait bien le ruthénium, s'est trouvée transformée en pectine soluble (Frémy) par son ébullition avec l'acide étendu : la dissolution de la pectine a commencé et la coloration se manifeste dès lors moins bien.

Si maintenant l'on applique les mêmes méthodes au bois de Conifères des tourbières, on arrive aux résultats suivants. Les coupes traitées directement par le rouge de ruthénium montrent une trame intercellulaire qui se colore bien et rapidement. Elle semble donc avoir subi, sous ce rapport, une modification qui la fait différer du bois naturel. Cette trame n'est plus du pectate de calcium, qui se colore difficilement et lentement, mais un autre composé pectique, probablement de l'acide pectique. Il est vraisemblable qu'au cours de leur séjour dans la tourbière, les lames auront subi une action particulière, peut-être celle d'un acide qui leur a enlevé leur chaux.

Les cellules réfringentes se colorent en rose pâle. La substance amorphe qui remplit les cavités des cellules conserve au début sa couleur brun foncé primitive : ce n'est qu'à la longue qu'on obtient une teinte gris rosé pâle, qui laisse soupçonner des traces de composés pectiques. Mais il semble que ceux-ci, comme la cellulose, soient disparus en grande partie, sinon totalement, de cette paroi altérée et amorphe.

Dans d'autres échantillons où les lames moyenne et interne des trachéides n'ont pas encore subi la transformation en matière amorphe, et où elles ont encore à peu près conservé leur forme primitive, on constate à l'aide du ruthénium, la présence d'une plus grande proportion de composés pectiques. La coloration rose pâle est beaucoup plus nette.

En traitant le bois de tourbières successivement par l'acide chlorhydrique étendu et bouillant, puis par le ruthénium, on obtient une coloration générale brun-rougeâtre, au milieu de laquelle on soupçonne une lame intercellulaire plus foncée. Les cellules réfringentes se colorent en beau rose net. Quelques trachéides d'automne qui paraissent avoir échappé à la cause générale de

Digitized by Google

destruction, présentent les mêmes réactions que les trachéides récentes, elles contiennent des composés pectiques.

On sait d'autre part, d'après les recherches de Frémy, que les solutions faibles d'alcali transforment à froid la pectose et la pectine en acides qui, se combinant aux bases, donnent des sels pectiques. Je me suis demandé quelle serait l'influence d'un tel traitement sur le bois de pin. J'ai trouvé que le bois frais auquel on applique ce procédé, montre, après coloration par le ruthénium, les teintes suivantes: les lames intercellulaires se colorent nettement et rapidement partout. Toute l'épaisseur des trachéides de printemps se colore également en rouge net. Dans les trachéides d'automne, la paroi qui est très épaisse et jaunâtre primitivement, prend une teinte rose-jaunâtre qui n'est d'ailleurs pas uniforme: tandis que les régions internes de la paroi cellulaire sont nettement roses, on passe, par une série de dégradations de teintes, à des colorations rose-jaunâtres, puis jaunes, vers la lame intercellulaire.

On peut admettre que l'acide pectique du pectate de calcium est allié alors à la potasse qui a été employée et que ce pectate de potassium prend plus facilement le ruthénium que le pectate de calcium.

Cependant si on fait agir pendant un assez long temps la solution faible de potasse sur les coupes, pendant 3 heures par exemple, on obtient beaucoup moins facilement et même souvent on n'obtient pas du tout de coloration avec le ruthénium. Ceci est surtout sensible dans les trachéides d'automne. Il y a eu probablement une dissolution partielle des composés pectiques obtenus.

Les coupes de bois de Pin de tourbières traitées aussi par la solution faible de potasse et le ruthénium montrent encore un réseau intercellulaire coloré en rouge net, tandis que la masse interne est gris rose sale. Mais en prolongeant l'action de la potasse on n'obtient plus de coloration avec le ruthénium.

On peut conclure de tout ceci que les lames intercellulaires ont conservé une notable proportion de composés pectiques (sans doute acide pectique) et que le reste des parois en conserve au moins des traces.

Digitized by Google

Lignine

On est loin de s'accorder sur la valeur du composé que l'on désigne par ce nom. J'admettrai sous le nom de lignine la substance ou la série de substances qui se colorent en jaune par le sulfate d'aniline et en rouge par la phloroglucine et l'acide chlorhydrique.

Phloroglucine et acide chlorhydrique. — On sait que si l'on traite par une solution aqueuse de phloroglucine, puis par l'acide chlorhydrique certains tissus, dits lignifiés, en particulier ceux qui forment la région du bois secondaire des tiges, on obtient sur les membranes une coloration rouge intense. Des coupes fraîches de bois de Pin silvestre prises comme terme de comparaison, m'ont montré cette réaction caractéristique dans toute leur épaisseur : le bois de printemps est d'un beau rose vif, le bois d'automne d'un cramoisi foncé. La lame intercellulaire absorbe le colorant d'une façon encore plus énergique que le reste de la membrane, et tranche sur le fond déjà rouge par une teinte plus foncée encore. Les rayons médullaires présentent les mêmes particularités.

Dans le bois de tourbière, le réseau intercellulaire se colore en rouge intense et montre d'une façon évidente la réaction de la lignine. Les cellules réfringentes sont colorées en rose beaucoup plus pâle, très net encore pourtant. Quant à la membrane amorphe, sa couleur, sous l'action du réactif, devient d'un brun un peu plus foncé, mais elle n'est nullement rouge, ni même rose.

Sulfate d'aniline. — Le sulfate d'aniline donne aux parois lignifiées une belle coloration jaune d'or; le bois frais de Pin, en particulier, présente cette coloration. Avec ce réactif, la lame intercellulaire ne tranche pas sur le reste de la préparation, mais elle est colorée en jaune uniforme.

Dans le bois de tourbières, le sulfate d'aniline colore en jaune (intense surtout dans le bois d'automne) les lames intercellulaires. Les cellules réfringentes se colorent en jaune de chrome clair; quant à la masse amorphe elle prend une teinte brun-jaune sale, où l'on peut hésiter à reconnaître la réaction si caractéristique que produit ordinairement le sulfate d'aniline.

Ce second réactif agit donc dans le même sens que la phloroglucine acide, et presque identiquement ; son emploi conduit aux mêmes conclusions.

Digitized by Google

Les deux réactifs employés montrent donc d'une façon indéniable que la substance intercellulaire est restée imprégnée de lignine, malgré son long séjour dans la tourbière. Les cellules réfringentes réagissent moins bien en présence des colorants de la lignine. Quant à la masse amorphe qui correspond à la majeure partie de la membrane fortement modifiée, elle ne présente pas nettement les réactions colorées de la lignine. Cependant il se peut comme on le verra plus loin que la lignine s'y rencontre encore.

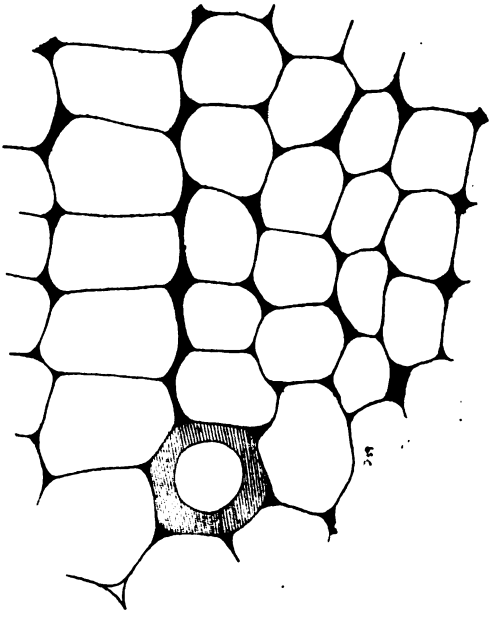


Fig. 30. — Réseau de substance intercellulaire isolé après le traitement par le chlore et les alcalis. En *a*, cellule réfringente.

Les matériaux employés pour la recherche de la lignine (bois frais et bois de tourbières), n'avaient subi avant l'application des réactifs colorants l'action d'aucune autre substance. Mais si on traite les coupes par un oxydant énergique, par exemple par l'hypochlorite, ou le chlore obtenu par l'action de l'acide chlorhydrique sur le chlorate de potassium, on arrive à attaquer et à faire disparaître la lignine. Des coupes, aussi bien de bois frais que de bois de tourbières, traitées par ces oxydants, n'ont plus montré, après 24 heures, de traces de cette substance avec aucun des deux réactifs employés précédemment.

Mais si on traite par l'ammoniaque les coupes préalablement mises pendant 24 heures en présence du chlore, l'action de l'alcali devient tout à fait remarquable.

On constate en effet que les coupes transversales de bois récent, plongées pendant une minute environ dans l'ammoniaque, mon-

Digitized by Google

trent un faible gonflement des parois des trachéides, qui s'accentue si on laisse agir le réactif plus longtemps. Dans ces coupes, la lame intercellulaire apparaît aussi beaucoup mieux, car elle se gonfle et a une tendance à se dissoudre.

Sur la coupe transversale du bois de tourbières, on voit que les trachéides sont vidées instantanément par l'ammoniaque qui dissout la matière amorphe, ne laissant que la trame intercellulaire (fig. 50). Celle-ci même commence à être attaquée et se gonfle d'une façon notable. Il en est de même des parois des cellules réfringentes. Les cellules des rayons médullaires deviennent alors d'une visibilité parfaite, avec leurs grands pores séparés par des épaississements remarquables. Les ponctuations aréolées qu'on voit alors en coupe transversale, ont un aspect tout spécial que montre la figure 51.

Fig. 51. — Coupe transversale de bois de Pin montrant une ponctuation aréolée après la disparition des lames internes de la membrane. Le pointillé indique les contours de l'ouverture qui ne sont pas mis au point en même temps que le reste.

Sur la coupe longitudinale on ne voit plus que le réseau intercellulaire dessinant le squelette des trachéides, marqué de grands cercles, représentant les ponctuations aréolées et correspondant au contour externe de celles-ci, le petit cercle du milieu étant disparu avec les lames internes des membranes. Ces cercles présentent un double contour et ne sont pas dépourvus d'une certaine analogie d'aspect avec les ostioles des cellules aquifères des Sphaignes.

On peut suivre au microscope l'action de l'ammoniaque sur les parois : il suffit pour cela de disposer une coupe traitée par le chlore entre le porte-objet et le couvre-objet, et de faire arriver une goutte d'alcali par le côté de la lamelle. Le bord de la préparation s'attaque immédiatement et on voit se dissoudre rapidement le contenu granuleux des cellules. La solution est jaune-brun.

A froid, la potasse, la soude, le carbonate de sodium, ont la même action que l'ammoniaque. A chaud, l'hyposulfite de sodium dissout, au moins partiellement, la substance amorphe.

Cette réaction nous permet jusqu'à un certain point de définir la nature chimique de la majeure partie de la substance amorphe.

Digitized by Google

Frémy (1) a démontré que la substance qu'il nommait la vasculose et qui se rencontre en proportions notables dans toutes les membranes végétales lignifiées, soumise à l'action des oxydants (acide nitrique, acide chromique, permanganate de potasse, *chlore*, *hypochlorites*, brome), se transforme en une série d'acides résineux dont quelques-uns ont été étudiés par lui. Ces acides résineux sont solubles dans les alcalis. C'est bien la réaction que l'on rencontre ici. On a vu que l'ammoniaque gonflait avec une tendance à la dissolution, les parois du bois récent qui avait été soumis à l'action du chlore. Dans ces parois, il y a de la cellulose et des composés pectiques unis à la vasculose de Frémy. Les premières s'opposent à la dissolution complète.

Mais dans le bois de tourbières, la cellulose est en grande partie disparue, de même que les composés pectiques. La vasculose qui a mieux résisté aux causes destructrices, a persisté en formant la majeure partie de ce que j'ai appelé la substance amorphe, et c'est elle qui s'est transformée sous l'action du chlore en acides résineux solubles dans l'ammoniaque.

Callose

J'avais essayé primitivement d'appliquer aux matériaux mis à l'étude les réactifs colorants de la callose, afin de compléter le cercle des recherches qu'il m'était possible de faire. Voici les résultats auxquels je suis arrivé.

Bleu d'aniline. — En traitant des coupes de Pin frais par ce colorant, on n'obtient aucune fixation du réactif.

Au contraire, les coupes pratiquées dans le bois de tourbières et plongées dans le bleu d'aniline acide se colorent rapidement et d'une façon intense. L'examen microscopique montre que c'est la substance amorphe seule qui s'est ainsi colorée; la trame intercellulaire et les cellules réfringentes sont devenues seulement un peu jaunâtres : elles tranchent par leur réfringence sur le fond bleu opaque. Les rayons médullaires qui prennent généralement la même coloration que le reste du bois sont teintés ici de brun-jaunâtre.

(1) Frémy : *Encyclopédie chimique*, t. IX, 2e sect. *Chimie des végétaux*, p. 8 (Il avait été précédé en cela par Berthollet, cf. Ibid , p. 16).

Digitized by Google

Divers bleus, le bleu Lumière, le bleu de diphénylamine, etc., qui, en bain acide, colorent bien le cal de la Vigne, agissent ici comme le bleu d'aniline.

L'*acide rosolique*, la *corolline carbonatée* ne m'ont pas donné de résultats contraires aux précédents, mais la coloration est moins nette, moins intense et souvent exposée à ses dégradations de teintes qui peuvent jeter quelque doute sur la valeur du réactif dans le cas présent.

Dans les matériaux traités par la solution chlorée de Hofmeister, la callose disparait en général. J'avais donc, par l'emploi de ce procédé un contrôle, et j'allais pouvoir vérifier si c'était bien la callose qui se colorait ainsi.

Mais après avoir traité les matériaux par l'acide chlorhydrique et le chlorate de potassium j'ai obtenu des résultats différents des précédents.

Ainsi dans le bois de tourbières non seulement la substance amorphe se colore par les divers bleus, mais la trame intercellulaire agit aussi de même, alors qu'elle restait incolore ou se colorait en jaune avant le traitement au chlore.

L'acide rosolique agit aussi dans le même sens ; il colore tout en rouge intense, même la trame intercellulaire.

La coralline carbonatée colore en rouge aussi toute la coupe, mais elle présente cet inconvénient que le carbonate de soude employé dissout assez rapidement la substance amorphe.

Or, comme la callose disparait par le traitement oxydant au chlore, on ne peut attribuer à cette substance les réactions constatées dans cette dernière série d'essais.

Mais on peut admettre que l'action oxydante du chlore a amené la vasculose de la matière amorphe et aussi celle qui imprègne les lames intercellulaires à cet état d'acides résineux constaté par Frémy, et que ces nouveaux composés, dont on n'a pas encore étudié les affinités pour les matières colorantes ont une partie des réactions de la callose en présence de certains colorants.

Sels minéraux

On sait que le bois des arbres contient toujours comme substances incrustantes, une assez grande quantité de sels minéraux.

Digitized by Google

phosphates, chlorures, carbonates, sulfates et silicates, qu'on retrouve dans les cendres. J'ai cherché à me rendre compte du sort de quelques-uns de ces sels dans le processus de la formation du bois de tourbières.

En cela, j'ai procédé par deux séries de méthodes générales, au moins quand les deux séries de méthodes étaient applicables à la fois, comme pour les phosphates et les nitrates : il y a en effet les méthodes microchimiques, et les méthodes chimiques proprement dites.

Comme il est important, au point de vue microchimique, d'obtenir dans la membrane incrustée des colorations et non pas seulement des précipités, toujours difficiles, sinon impossibles, à observer, je me suis adressé aux meilleurs réactifs connus en chimie ordinaire, qui pussent me donner des colorations. Une analyse chimique des cendres eut suffi à me donner pour tel ou tel groupe de sels, des renseignements sur sa présence ou son absence, ou sur ses proportions, mais en cas de présence, la réaction microchimique n'est pas suffisante pour indiquer la localisation du sel, si celle-ci a lieu, dans certaines portions des tissus. Il faut y joindre l'observation au microscope.

Phosphates. — On sait que le molybdate d'ammonium en solution dans l'acide azotique donne avec les phosphates des phosphomolybdates qui forment un précipité jaune, surtout à chaud. A défaut de précipité, il m'a semblé que si j'obtenais une coloration jaune dans la membrane, au moyen de ce réactif, je serais en droit de conclure à la présence des phosphates.

Mais, comme il est reconnu que l'acide azotique, qui sert ici de solvant au molybdate, peut donner à lui seul des colorations jaunâtres avec le bois, il devient nécessaire de faire deux séries de préparations parallèles, les unes où l'acide azotique seul est employé, les autres où l'on se sert de la solution de molybdate. Ce n'est qu'à la condition de comparer les résultats obtenus qu'on peut arriver à une conclusion soutenable.

Afin de m'assurer encore mieux de la valeur de la réaction, j'ai traité de cette façon non seulement des coupes de bois de Conifères frais, parallèlement aux coupes de bois de Conifères de tourbières, mais encore des coupes de différentes sortes de bois, appartenant

Digitized by Google

à des arbres de familles différentes et assez éloignées les unes des autres dans la classification.

Le Noyer (*Juglans regia*) avec ses 12 °/₀ (poids des cendres) d'acide phosphorique m'a paru éminemment propre à la vérification de la valeur du réactif. Les coupes traitées par l'acide azotique pur se colorent immédiatement en jaune brun bien visible à l'œil nu. Au microscope la teinte paraît un peu moins foncée, quoiqu'elle soit étendue à toute la région ligneuse. Les fibres du liber et de l'écorce se colorent aussi en jaune pâle et quelquefois ne se colorent pas du tout. Certaines sclérites (fig. 52) particulièrement développées dans l'écorce, sous forme de cellules pierreuses, se colorent en brun oncé. Tout le reste des tissus reste incoore (parenchymes, etc.), sauf le liège qui d'ailleurs à l'état naturel est coloré en brun foncé.

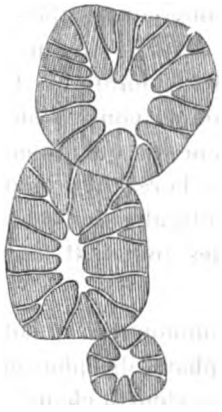


Fig. 52.—Sclérites courtes de l'écorce du Noyer se colorant en jaune-brun par le réactif au molybdate d'ammoniaque.

En chauffant avec précaution la préparation au-dessus d'une flamme, jusqu'à ce qu'on obtienne un commencement d'ébullition, on produit une décoloration; tous les tissus qui étaient auparavant plus ou moins bruns deviennent jaune pâle, et ceux qui n'étaient que jaunes se décolorent complètement. Telle est l'action de l'acide azotique pur.

Tout autre est celle de la solution azotique de molybdate. D'abord avec ce dernier réactif on n'obtient à froid aucune coloration, ou seulement çà et là des traces très incertaines, et insuffisantes pour permettre de tirer une conclusion. Mais si l'on chauffe jusqu'à obtenir un commencement d'ébullition, la coupe prend une belle teinte jaune clair, bien différente de celle obtenue avec l'acide azotique à froid ou à chaud. Elle est claire en effet et ne vire nullement au brun. Au microscope on constate que toute la région du bois est uniformément colorée en beau jaune d'or, sauf peut-être une bande très étroite qui borde la cavité des cellules du parenchyme ligneux qui resterait incolore ou qui se colorerait beaucoup moins bien que le reste. Dans le liber et l'écorce seule

Digitized by Google

se colorent en jaune les fibres et les sclérites pierreuses. Dans les fibres libériennes (fig. 53), dont les parois sont épaissies presque jusqu'au centre, on distingue nettement trois couches : celle formée par la substance intercellulaire qui est colorée en jaune intense; une seconde zone adjacente à la première du côté interne et qui forme environ le quart de l'épaisseur de la paroi se colore encore en jaune bien marqué ; enfin le reste de la paroi jusqu'au centre de la fibre reste incolore ou se colore seulement un peu.

Dans les fibres péricycliques et corticales on retrouve la disposition précédente, mais encore plus accentuée, parce que la bande intermédiaire est plus large (un tiers ou la moitié de l'épaisseur totale de la paroi) et plus foncée. Enfin les cellules pierreuses sont d'un jaune foncé, un peu brunâtre même.

On voit par là que le molybdate d'ammonium n'agit pas de la même manière sur le bois de Noyer que l'acide azotique pur, et qu'il donne des teintes différentes de celles obtenues avec le premier réactif. Ces teintes sont caractéristiques des précipités de phosphomolybdates. Leur répartition et leur intensité permettraient même de juger de la localisation et de l'abondance de ces sels dans les différents tissus et même dans l'épaisseur de la membrane de certains d'entre eux.

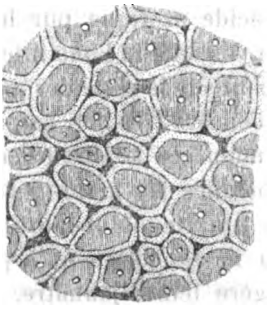


Fig. 53. — Fibres du Noyer, vues en coupe transversale et montrant les zones diversement colorées par le réactif au molybdate d'ammoniaque.

D'autre part, si on traite les coupes fraîches de Noyer, par l'eau de Javel concentrée, pendant un temps assez court (10 à 15 minutes) on constate après un lavage minutieux à l'eau que celles-ci ne donnent plus ou presque plus de coloration avec le molybdate d'ammonium pas plus d'ailleurs qu'avec l'acide azotique pur. L'hypochlorite dissout donc rapidement les phosphates de la membrane, et l'on voit immédiatement que pour rechercher ceux-ci, il faut se garder de nettoyer les coupes par les dissolvants ordinaires.

Un traitement des coupes fraîches pendant 20 heures par l'acide chlorhydrique étendu, additionné de chlorate de potasse ne donne pas un résultat aussi radical que l'hypochlorite en un quart d'heure,

Digitized by Google

et, même après ce traitement, on obtient encore une teinte jaune, plus faible, il est vrai, avec le molybdate.

Des essais faits sur les bois de Chêne, de Noisetier, de Hêtre, parmi les Apétales, de Tilleul et de Vigne, parmi les Dialypétales, m'ont donné, avec l'acide azotique et la solution de molybdate, des résultats comparables à ceux obtenus avec le bois de Noyer, sauf des variations dans l'intensité des colorations, qui peuvent être qualifiées de spécifiques (1).

Arrivons maintenant à l'application de ce procédé aux matériaux dont l'étude nous occupe plus spécialement en ce moment.

Le bois de Pin frais soumis aux mêmes réactions que le bois de Noyer étudié plus haut, donne lieu aux remarques suivantes. L'acide azotique pur le colore en jaune intense. Au microscope, on voit que la lame intercellulaire est colorée en jaune foncé tranchant sur le reste des parois qui est d'un jaune plus clair, bien qu'encore très net. La préparation chauffée convenablement a une tendance à se décolorer comme pour le bois de Noyer, mais cette tendance est moins accentuée.

Avec le molybdate à froid, la coupe du Pin frais ne se colore pas, ou ne se colore qu'à peine. Seul, le bois d'automne prend une légère teinte jaunâtre. Mais à chaud la préparation se colore en beau jaune, et le bois d'automne prend une coloration plus foncée que le bois de printemps. La lame intercellulaire se détache à peine sur le fond uniformément jaune. On peut donc conclure que les phosphates sont à peu près uniformément répandus dans toute l'épaisseur des parois du bois secondaire du Pin; toutefois les couches formées en automne en seraient plus richement dotées que celles qui se sont développées de printemps. Je soupçonne aussi qu'il y a une étroite bande interne bordant immédiatement la cavité des trachéides qui reste incolore, mais son existence ne m'a paru ni certaine, ni constante.

Les coupes du bois de Conifères de tourbières traitées directement par l'acide azotique pur, laissent voir la lame intercellulaire colorée d'abord en jaune clair, puis en rouge brun ou acajou foncé.

(1) On sait que le nitrate d'argent, agissant sur les phosphates solubles, donne du phosphate d'argent, de couleur jaune-pâle. J'ai essayé de traiter les coupes de bois de Noyer et de diverses essences par cette méthode, mais je n'ai pu obtenir jusqu'à maintenant aucun résultat qui mérite d'attirer l'attention.

Digitized by Google

Il en est de même de toute l'épaisseur de la paroi des cellules réfringentes. La portion de la membrane en décomposition, qui est amorphe, est devenue presque complètement opaque, et elle se colore en brun foncé. La chaleur ne modifie pas d'une façon sensible ces teintes obtenues à froid.

A froid la solution molybdique colore les coupes à peu près de la même façon que l'acide azotique. Toutefois les teintes obtenues sont un peu moins intenses et la lame intercellulaire, sur bien des points, n'est que jaune ou jaunâtre. A chaud la coupe brunit complètement; la substance intercellulaire devient rouge brun acajou, et le reste est opaque.

On ne peut voir dans ces réactions comparées que l'action de l'acide azotique. Peut-être y a-t-il des traces de phosphates qui persistent dans la lame intercellulaire, ce qui est vraisemblable, étant donné que cette portion de la membrane n'a pas subi de décomposition. On sait déjà par ce que l'on a vu précédemment, que la lignine aussi y a persisté au moins en grande partie. Quant à la membrane attaquée, on ne peut y reconnaître de traces de phosphates.

L'analyse chimique qualitative des cendres du bois vient confirmer et éclairer en partie les résultats obtenus au microscope. Les cendres de bois de pin frais donnent avec le molybdate d'ammonium une belle coloration très nette, indiquant d'une façon indubitable la présence de sels phosphorés. Les cendres du bois de tourbière plus abondantes relativement, ne donnent avec le même réactif qu'une coloration peu sensible, mais cependant encore visible. Il persiste donc des phosphates en petite quantité; probablement dans la membrane intercellulaire ainsi que l'examen microscopique le laisse soupçonner, sans certitude absolue cependant.

Ces résultats concordent avec toutes les bonnes analyses de tourbes qui ont été faites; car on y a trouvé toujours des traces d'acide phosphorique.

Nitrates.—Ces sels n'existent pas en général dans la membrane, mais comme un essai des cendres du bois de tourbières donne une légère teinte bleue avec le sulfate de diphénylamine, une teinte rose avec la brucine et l'acide sulfurique, enfin quelquefois une teinte jaune avec le réactif sulfo-phénique (Lajoux et Grandval), je me

Digitized by Google

suis demandé si les traces de nitrates ainsi décelées étaient dans la membrane même ou provenaient des restes du contenu cellulaire.

Comme ces trois réactifs sont à base d'acide sulfurique, il était nécessaire d'étudier parallèlement l'action de cet acide et des divers réactifs sur le bois. J'ai fait des essais sur le bois de Noyer, sur le bois de Pin frais, et sur le bois de Conifères de tourbières. Je suis toujours arrivé à un résultat négatif en ce qui concerne les nitrates dans les membranes. Les traces constatées dans l'analyse qualitative macrochimique ne proviennent donc pas de la membrane, et je ne puis rien indiquer de certain sur leur origine.

CONCLUSIONS

De cette étude sur le bois de Conifères de tourbières il résulte diverses conclusions intéressantes.

1° A l'époque quaternaire, il existait sur le sol de la Champagne des Conifères pouvant atteindre une grande taille à en juger par les débris qui sont restés enfouis dans la tourbe. Ceci ne fait que confirmer des découvertes faites par d'autres chercheurs, en particulier par M. Fliche.

2° Le bois de ces Conifères présente encore une structure microscopique reconnaissable, bien que profondément modifiée au triple point de vue morphologique, physique et chimique.

3° Au point de vue morphologique on reconnaît un réseau de lames intercellulaires modifiées seulement par des compressions subies par les troncs; des cellules qui paraissent n'avoir subi aucune modification (cellules réfringentes) et d'autres où la lame interne d'épaississement a disparu ou a été transformée en une masse amorphe annulaire ou continue.

4° Au point de vue physique, la réfringence particulière aux parois des cellules normales ne paraît pas avoir été modifiée pour le réseau intercellulaire, et pour certaines cellules que j'ai appelées pour cela *cellules réfringentes*. Quant à la lame d'épaississement elle a perdu une grande partie de sa réfringence et est devenue à peu près opaque.

Digitized by Google

5° Au point de vue chimique les modifications sont encore plus profondes.

A. Le réseau intercellulaire présente encore les réactions des composés pectiques, mais il est vraisemblable que l'acide pectique y existe seul, et non en combinaison avec la chaux comme cela paraît être le cas chez les végétaux à l'état normal. Il pourrait y avoir là une action de l'acide humique, mais cela n'est pas prouvé encore. A l'acide pectique se joint la lignine, puis peut-être aussi des phosphates.

B. Les cellules réfringentes paraissent être des éléments qui n'ont pas été attaqués par les agents de destruction. Leurs parois contiennent encore de la cellulose, des composés pectiques, de la lignine et des phosphates.

C. La substance amorphe présente parfois des traces de cellulose et de composés pectiques. La majeure partie est formée de la substance définie par Frémy sous le nom de vasculose (elle ne présente que d'une façon moins précise les réactions de la lignine). Elle se transforme par l'action du chlore en acides résineux solubles dans les alcalis. Ces acides résineux ont plusieurs des réactions colorées de la callose, mais la présence de cette dernière substance ne peut être admise dans l'état présent de nos connaissances.

Digitized by Google

VARIATIONS DE STRUCTURE
D'UNE ALGUE VERTE
SOUS L'INFLUENCE DU MILIEU NUTRITIF

par MM. L. MATRUCHOT et M. MOLLIARD *(Fin)*

(Planches 7, 8 et 9).

II. — EXAMEN DU *STICHOCOCCUS* APRÈS FIXATION ET COLORATION

En examinant l'Algue à l'état vivant, c'est surtout le leucite dont nous avons pu observer avec netteté les variations; mais nous avons cependant pu remarquer, outre les grosses sphères oléagineuses apparaissant surtout chez les individus mis en présence du glucose, des granulations cytoplasmiques très réfringentes de taille variable; quant au noyau, il n'est jamais possible de le distinguer sur le frais; il était donc nécessaire, pour étudier plus complètement le contenu cellulaire de l'Algue dans les diverses conditions de nutrition où nous l'avons placée, de fixer les cellules et de les colorer de façons appropriées.

Pour fixer les échantillons dont on a de grandes masses, on opère en versant le liquide fixateur directement sur l'Algue et on procède aux lavages par décantations successives ; lorsqu'on ne dispose que d'une faible quantité de *Stichococcus*, on procède à la fixation après avoir fait adhérer l'Algue à une lamelle à l'aide d'un peu d'eau albuminée qu'on laisse s'évaporer presque complètement sans cependant atteindre la complète dessiccation; les cellules fixées subissent toujours une contraction très considérable qui peut réduire leur diamètre de près de moitié. Dans tous les cas les colorations s'effectuent sur lamelles.

Nous examinerons en premier lieu les individus de *Stichococcus* développés dans de l'eau ordinaire, sans addition d'aucun aliment. Après fixation par l'alcool à 80°, coloration au violet de gentiane

Digitized by Google

en solution aqueuse et inclusion dans le baume, on observe que l'Algue est légèrement colorée dans sa membrane, dans son leucite, et que de plus le noyau apparaît très net et fortement coloré dans la région médiane de la cellule (Pl. 9, Fig. 60) ; nous n'avons jamais pu mettre en évidence, par cette méthode de fixation et de coloration, non plus que par d'autres, une structure différenciée de ce noyau qui, dans les conditions de végétation que nous envisageons pour l'instant, nous est toujours apparu comme homogène. Il est entièrement comparable à celui que G. Senn (1) figure pour le *Scenedesmus acutus*.

On observe assez fréquemment la division de ce noyau, laquelle s'effectue dans le sens longitudinal de la cellule; mais nous n'avons pu y reconnaître de phénomène caryokinétique; la figure 57 *a* (Pl. 9), correspondant à une Algue qui s'est multipliée dans de l'empois d'amidon liquide, montre le stade ultime de cette division aboutissant à la formation de deux noyaux placés l'un contre l'autre.

On n'observe très généralement, ni autour ni à l'intérieur des vacuoles du cytoplasma, aucune granulation colorable, ce qui correspond à l'absence de granulations réfringentes visibles sur le vivant. Cet aspect des cellules est aussi celui que présente le *Stichococcus* qui se développe de manière normale, au contact de l'air, sur un substratum pauvre en matières nutritives.

Si nous passons à l'examen du *Stichococcus* développé dans une solution très diluée de glucose (0,03 °/₀) nous observons, après fixation par le liquide de Flemming et coloration par le bleu de méthylène (Pl. 9, fig. 61), l'existence des sphères oléagineuses que nous avons reconnues sur le vivant et qui apparaissent colorées en brun, ayant réduit l'acide osmique ; le plus souvent le noyau est bien apparent, coloré fortement en bleu, et présente le même aspect homogène que dans les conditions précédentes ; on ne reconnaît généralement, pas plus que dans le premier cas, de granules colorables, alors même qu'on varie la méthode de coloration et qu'on emploie comme fixateur l'alcool à 80°, l'alcool absolu ou le sublimé acétique.

Dans une solution de glucose beaucoup plus concentrée, à 3 °/₀ par exemple, on trouve encore beaucoup d'individus (Pl. 9, fig. 45,

(1) G. Senn : *Ueber einige coloniebildende einzellige Algen.* (Inaug. Dissert. Bâle, 1899).

Digitized by Google

a, b, c) dans lesquels le noyau apparaît très net, sans qu'on reconnaisse encore de granules colorables dans la cellule ; mais ici le noyau n'est plus complètement homogène ; sensiblement plus volumineux que dans les cas précédents il se laisse décomposer en 2 ou 3 masses fixant fortement les matières colorantes et séparées par des espaces achromatiques, le tout limité par une membrane nette ; disons de suite que le noyau du *Stichococcus* est, dans ces conditions, tout à fait comparable comme aspect, à ce que Wager a considéré comme le nucléole des levures, et que Guilliermond (1), revenant à l'opinion des auteurs antérieurs à Wager, assimile au noyau véritable, en s'appuyant précisément sur sa structure différenciée.

Nous retrouvons cette structure du noyau dans les individus qui se sont développés sur des tranches de Potiron (Pl. 9, fig. 50) et ne l'avons jamais observée que dans le cas où l'Algue est en présence de glucoses.

Dangeard (2) a décrit pour le noyau du *St. bacillaris* var. *fungicola* de Lagerheim une structure très différenciée ; il a observé une membrane et un nucléole ; il est probable que cette différenciation est en rapport avec les conditions de végétation spéciale correspondant à cette variété, qui se développe sur le chapeau des Polypores.

Un dernier exemple où nous retrouvons, et cette fois sans exception, un noyau très net, sans que l'on constate dans la cellule l'existence de granules colorables, est celui de l'Algue qui s'est développée dans l'empois d'amidon liquide (fig. 57). Notons que dans tous les cas que nous venons de signaler et où nous n'avons pas rencontré de grains protoplasmiques fixant les matières colorantes, nous sommes (abstraction faite de l'Algue se développant dans les conditions normales) en présence de *Stichococcus* subissant une dégénérescence huileuse très marquée du protoplasma.

Examinons maintenant l'ensemble des individus qui se sont développés dans des solutions de glucose à 3 °/₀, sans considérer spécialement les individus qui présentent un noyau bien net ; si on a fixé à l'alcool à 80° et coloré au violet de gentiane, on constate

(1) Guilliermond : *Recherches sur la structure de quelques Champignons inférieurs* (C. R. Ac. Sc., Janv. 1901).

(2) P. A. Dangeard : *Observations sur le groupe des bactéries vertes* (Le Botaniste, Sér. IV, 1894, p. 1).

Digitized by Google

qu'un grand nombre d'individus présentent autour des vacuoles cytoplasmiques ou à leur intérieur un nombre plus ou moins considérable de granules très réfringents se colorant énergiquement par le violet de gentiane en rouge violacé (Pl. 9, fig. 47) ; le noyau est visible (47 *b*) ou non (47 *a*).

Si on s'adresse à d'autres matières colorantes, telles que l'hématoxyline, la fuchsine ou le bleu de méthylène, les granules apparaissent avec la même teinte que précédemment, cette dernière étant indépendante de la nature du colorant ; on est donc en présence de granules comparables à ceux qu'on désigne sous le nom de « grains rouges » et dont on a reconnu l'existence chez beaucoup d'êtres inférieurs : c'est dorénavant sous ce nom que nous désignerons ces productions.

C'est en fixant à l'alcool à 80° qu'on les observe le mieux ici ; les fixateurs contenant de l'acide acétique (liquide de Flemming, sublimé acétique...) les font disparaître s'ils agissent un peu longtemps ; il est d'ailleurs facile d'observer directement qu'ils sont dissous par cet acide, qui les rend tout d'abord réfringents et leur donne au début une teinte rosée semblable à celles qu'ils acquièrent par les colorants.

Si nous fixons maintenant par le liquide de Flemming des Algues développées dans les mêmes conditions (glucose à 3 °/₀), si nous prolongeons l'action du fixateur et que nous colorions à la fuchsine, l'aspect des cellules change complètement (Pl. 9, fig. 46) ; on ne trouve plus de grains rouges volumineux et à contour net dans les vacuoles du protoplasma ; par contre on observe souvent, autour des vacuoles, des sortes de traînées granuleuses qui, au point de vue de la coloration, se comportent comme les grains rouges précédents, c'est-à-dire qui prennent toujours, quel que soit le colorant, une teinte rouge violacée ; à part ce caractère qui rapproche ces nouvelles granulations des grains rouges précédemment observés, ils se distinguent nettement de ceux-ci par leurs dimensions beaucoup plus restreintes, l'irrégularité de leur forme ainsi que par leur position : ils sont en effet toujours à la périphérie des vacuoles.

Leur origine nous apparaît également comme très différente de celle des véritables grains rouges, si on considère ces derniers comme formés dans le cytoplasma ; il est aisé en effet, à l'examen des figures 39, de se rendre compte de leur mode de formation ;

Digitized by Google

dans la figure 39 *a* on observe un noyau bien défini ; en 39 *b*, on voit qu'autour d'une vacuole se trouvent deux légères traînées, colorables par la fuchsine de la même manière que le noyau et qui apparaissent comme reliées à ce dernier; en 39 *c*, le phénomène est plus accentué ; du noyau partent trois filaments fortement colorés, présentant des parties plus renflées et dont la longueur atteint le diamètre de la vacuole; enfin dans l'individu 39 *d*, le même phénomène a lieu de chaque côté du noyau ; celui-ci n'est plus alors représenté que par une sorte de réseau très lâche entourant chacune des deux vacuoles et une traînée chromatique qui occupe l'emplacement du noyau et relie les deux réseaux placés à la périphérie des vacuoles. Nous sommes donc en présence d'une transformation de l'appareil nucléaire.

Les figures 46 montrent un certain nombre de stades de cette transformation, et toutes ces figures, quelle que soit leur variété dans le détail, nous représentent un noyau subissant une sorte de chromatolyse aboutissant à la formation d'une substance présentant les mêmes propriétés que les grains rouges vis-à-vis des colorants mais n'ayant pas la même forme définie : elle peut être en effet granuleuse, mais sans que les différents grains soient indépendants (Pl. 9, fig. 46 *a*) ou bien elle apparaît souvent comme une matière homogène qui se serait irrégulièrement étalée à la surface des vacuoles (fig. 46 *b*, *c*). Au moment où le noyau commence à subir cette transformation, il ne se colore plus en bleu par le bleu de méthylène, comme en 40 *a* (Pl. 8), mais prend plus ou moins la teinte caractéristique des grains rouges, qui devient celle de la substance provenant de ce noyau (fig. 40 *c*).

Nous sommes donc amenés à distinguer deux sortes de productions dans les substances qui se colorent en rouge quel que soit le colorant employé : 1° des granules cytoplasmiques bien définis, que nous appellerons des *grains rouges cytoplasmiques* ; ils correspondent aux gros granules réfringents que nous avons observés sur le vivant ; 2° des granules moins bien définis morphologiquement, mais dont l'origine nucléaire n'est pas douteuse ; les premiers sont dissous par l'acide acétique, alors que les seconds résistent à son action, de sorte qu'on peut observer isolément les uns ou les autres en choisissant convenablement les liquides fixateurs.

Ce que nous venons d'observer pour des individus développés

Digitized by Google

dans des solutions de glucose se retrouve pour la plupart des milieux ; examinons quelques exemples qui nous donneront une idée de la généralité de ces productions. L'Algue poussant sur des tranches de Potiron et observée sur une assez vieille culture, au bout de 6 mois par exemple, nous présente deux sortes d'individus ; les plus nombreux (Pl. 9, fig. 51 *a*), ceux qui sont incolores, ont un noyau bien net ne présentant pas de dégénérescence semblable à celle que nous venons de signaler pour certains individus des cultures en glucose ; mais pour quelques cellules on retrouve le même phénomène (fig. 51 *b*, *c*, *d*) de transformation nucléaire, c'est-à-dire une sorte de chromatolyse s'effectuant autour des vacuoles (*b*) et aboutissant à la formation de masses irrégulières à granulations de plus en plus grossières (*d*).

Dans les solutions de maltose à 3 % on observe des phénomènes tout à fait semblables ; après fixation par le liquide de Flemming les figures de chromatolyse apparaissent très nettement (Pl. 9, fig. 52) ; souvent la dégénérescence nucléaire s'effectue de telle façon que les traînées chromatiques dessinent une sorte d'S, l'une se trouvant à droite d'une vacuole, l'autre à gauche de la seconde vacuole (52 *a*) ; moins fréquemment c'est du même côté de la cellule que se disposent les granulations nucléaires autour des deux vacuoles (fig. 52 *b*). Dans la figure 53 on a représenté deux cellules de *Stichococcus* provenant de la même culture que précédemment et dans lesquelles, après fixation à l'alcool et coloration au violet de gentiane, on remarque les vrais grains rouges.

La figure 54 (Pl. 9) correspond au *Stichococcus* développé dans une solution de gomme et fixé au liquide de Flemming ; la cellule 54 *a* laisse voir le noyau médian d'où partent deux sortes de cordons chromatiques aboutissant chacun à une vacuole ; de même en 54 *b*, mais ici le noyau n'est plus apparent. Les mêmes phénomènes de désorganisation nucléaire s'observent dans les solutions de dextrine (fig. 56) et de glycérine (fig. 58) ; la cellulle 58 *a* montre d'une manière particulièrement nette les deux masses colorées par le carmin acétique, qui se trouvent à la périphérie du noyau, reliées chacune par un filament au noyau encore bien distinct.

On a dans la figure 62 (Pl. 9) un exemple de l'aspect présenté par les cultures en milieux gélatinés (solution de saccharose) ; le noyau est homogène (fig. 62 *a*) ou se trouve remplacé par une série de fines

Digitized by Google

granulations disposées contre les deux vacuoles (fig. 62 *b* et *c*). Ces phénomènes ont donc une grande généralité dans la plupart des cultures en milieux liquides ou gélatinés.

Dans quelles conditions de développement de l'Algue remarque-t-on une production particulièrement considérable de grains rouges cytoplasmiques ?

Nous avons observé la production des grains rouges dans presque tous les milieux utilisés pour la culture du *Stichococcus* ; ils ne font guère défaut que dans les cultures superficielles sur milieux peu nutritifs, à l'intérieur de l'eau ordinaire, et se rencontrent avec beaucoup moins de fréquence dans les solutions de glucose à 0,03 °/₀ et dans l'empois d'amidon que dans les autres liquides dont la concentration ordinaire est de 3 °/₀ ; or l'empois d'amidon se comporte évidemment d'une manière analogue à une solution très étendue des substances solubles que renferme l'amidon ou qui proviennent de la transformation partielle de cet amidon lors de la stérilisation du milieu de culture. Les grains rouges nous apparaissent donc comme étant plus fréquents dans des solutions assez concentrées.

La nature chimique de la substance ajoutée à l'eau intervient-elle ? Le fait que les grains rouges sont plus nombreux dans les solutions qui n'apparaissent pas comme étant nutritives, celles de saccharose par exemple, que dans celles de glucose de même concentration qui favorisent très nettement le développement, amènent à regarder ces productions comme étant liées à de mauvaises conditions de multiplication de l'Algue.

D'autre part les cellules développées en profondeur dans de l'eau ordinaire gélatinée présentent de nombreux grains rouges, alors que celles qui se sont multipliées dans l'eau sans gélatine n'en présentent qu'accidentellement ; enfin les cultures âgées sont beaucoup plus riches en ces productions que les cultures récentes ; c'est ainsi qu'une culture de 15 jours sur tranche de Potiron ne présente que très peu d'individus ayant des grains rouges ; ceux-ci deviennent beaucoup plus abondants dans une culture de 5 mois.

Tous ces faits nous montrent les grains rouges comme résultant de conditions désavantageuses de développement.

Ajoutons que la désorganisation nucléaire qui aboutit à une production analogue à celle des grains rouges paraît suivre les

Digitized by Google

mêmes lois ; elle se produit ou fait défaut dans les mêmes cas que les grains rouges; on est en présence de deux phénomènes qui semblent avoir la même cause.

En résumé, si nous faisons abstraction des gros globules huileux apparaissant dans les cas où le leucite est dégénéré, nous observons dans la cellule du *Stichococcus* plusieurs sortes de granulations :

1°) De très petits granules disposés autour des vacuoles, visibles seulement sur le vivant et qu'on ne reconnaît plus sur les objets fixés; tels sont les granules que nous avons signalés pour les cellules qui se sont développées dans le glucose à 0,03 °/₀ (fig. 3, Pl. 7) ou dans l'empois d'amidon (fig. 25, Pl. 8) et qui ne sont peut-être pas autre chose que de fines gouttelettes huileuses prêtes à se fusionner, lorsqu'elles ont acquis une taille suffisante, aux grosses sphères d'huile qu'elles environnent.

2°) Des granules visibles également sur le vivant, beaucoup plus gros que les précédents, solubles dans l'acide acétique, se colorant en rouge par différents réactifs; ce sont ceux que nous avons assimilés aux « grains rouges » des auteurs.

3°) Des granulations, invisibles sur le vivant au même titre que le noyau, résistant à l'action de l'acide acétique, mais se comportant comme les grains rouges vis-à-vis des matières colorantes, apparaissant nettement en relation morphologique avec le noyau dont ils semblent être une dégénérescence ; nous les appellerons *granulations nucléaires* ; grains rouges et granulations nucléaires se forment dans des conditions de développement désavantageuses pour l'Algue.

Les grains rouges ont été décrits chez plusieurs Algues vertes, en particulier dans les *Stigeoclonium* et d'autres Chaetophorées ; ce sont ces gouttelettes que Klercker a observées dans le *Stichococcus subtilis* et le *St. bacillaris* et qu'il appelle des « sphérules », sans rien préjuger de leur nature, mais montrant que, contrairement à ce que pourrait faire penser leur aspect réfringent, elles ne sont pas constituées par de l'huile, comme on le dit généralement : la disposition qu'il leur assigne dans les vacuoles, la taille qu'il indique pour elles montrent bien que ces sphérules sont identiques à ce que nous appelons grains rouges ; Gay et Wildemann semblaient rapporter leur production à l'insuffisance d'aération, Klercker

Digitized by Google

montre qu'ils se produisent également dans des cultures très aérées ; ce dernier auteur a observé que ces grains étaient surtout abondants lorsque les cultures étaient vieilles et que la division cellulaire était peu active, ou bien lorsqu'on privait les Algues de fer ou de magnésium, qu'ils étaient au contraire peu nombreux ou faisaient complètement défaut quand la multiplication était très intense; c'est ce que nous avons observé de notre côté ; il en conclut qu'il faut voir dans ces productions des matières de réserve ; mais remarquons qu'en s'appuyant sur les mêmes faits on pourrait aussi bien, et peut-être plus aisément, conclure que ce sont des produits de dégénérescence cellulaire.

Un grand nombre d'auteurs ont décrit chez les Cyanophycées et les Bactériacées des granulations qui ont fait l'objet de nombreuses discussions, et sur la nature desquelles la clarté complète n'est pas encore faite, mais qui présentent les mêmes réactions vis-à-vis des matières colorantes que les grains que nous venons d'étudier chez les *Stichococcus*.

Il n'entre pas dans notre sujet de rappeler toutes les opinions qui ont été émises à leur égard et qu'on trouvera résumées dans un travail récent de Zacharias (1). Disons seulement que les uns, tels que Ernst (2), Zukal (3), Mitrophanow (4) regardent ces granulations comme constituant un noyau très simple ; que d'autres tels que Nadson (5) pensent qu'elles sont formées par une matière de réserve ; sans se prononcer sur leur nature, Kunstler et Busquet (6) ne leur reconnaissent pas non plus la valeur de chromatine ; enfin une troisième opinion est celle de Bütschli (7) et de Zacharias

(1) Zacharias : *Ueber die Cyanophyceen* (Abhandl. aus dem Geb. der Naturwiss. Hamburg, XVI, 1900).

(2) P. Ernst : *Ueber Kern- und Sporenbildung bei Bacterien* (Zeitschr. f. Hygiene. V. 1888).

(3) Zukal : *Ueber den Zellinhalt des Schizophyten* (Ber. d. d. bot. Gesellsch., 1892).

(4) Mitrophanow : *Ueber Zellgranulationen* (Biol. Centralbl. IX, 1889). — *Étude sur l'organisation des Bactéries* (Journal internat d'Anatomie et de Physiol., X, 1893).

(5) Nadson : *Ueber den Bau des Cyanophyceen-Protoplastes*. Saint-Pétersbourg, 1895.

(6) Künstler et Busquet : *Recherches sur les grains rouges* (C. R. CXXV, 1897, p. 967).

(7) Bütschli : *Ueber den Bau der Bacterien und verwandter Organismen*. Leipzig, 1890.

Digitized by Google

qui distinguent deux sortes de granulations : les unes, de nature chromatique, représenteraient le noyau de ces êtres inférieurs, les autres auraient une origine plasmatique et seraient formées par une substance de réserve ; les premiers de ces grains ont été désignés sous le nom de « grains rouges » par Bütschli et de « substance centrale » par Zacharias ; les seconds sont les « grains de cyanophycine » de Borzi et d'Hieronymus, les « grains de réserve » de Nadson, les « grains » de Zacharias. Cette distinction est celle à laquelle nous sommes arrivés pour le *Stichococcus* d'après des caractères d'ordre morphologique.

Seule la composition chimique des grains rouges pourra trancher la question de savoir s'il faut les considérer comme formés par une substance de réserve ou si ce ne sont pas au contraire des corps de dégénérescence protoplasmique; quant aux granulations nucléaires elles nous apparaissent avec plus de vraisemblance provenir d'un mode spécial de désorganisation du noyau ; or elles offrent, au maximum de cette désorganisation, une analogie très grande ou même complète avec les grains rouges cytoplasmiques, ce qui nous amène par une autre voie à regarder ces derniers comme ayant eux aussi la valeur de produits de dégénérescence.

Les grains rouges ont été signalés dans bien d'autres organismes, dans le mycélium des Mucorinées, chez les Levures, ainsi que chez plusieurs Protozoaires (Ciliés, Flagellés, Sporozoaires) et même dans divers tissus de Métazoaires. L'étude, chez les Levures, des granulations apparaissant rouges sous l'action des divers réactifs colorants a amené les divers auteurs à des idées très différentes sur la structure cellulaire de ces végétaux et certains résultats méritent d'être rapprochés de ceux que nous avons obtenus pour le *Stichococcus*.

Parmi les auteurs qui ont précédé Wager, les uns admettent chez les levures un noyau bien défini, voisin d'une vacuole centrale ; les autres arrivent à la conclusion que la substance chromatique est répartie d'une manière diffuse dans la cellule. A la suite d'une étude très consciencieuse, Wager (1) arrive à considérer le noyau de ces organismes comme formé de deux parties très distinctes, des granules chromatiques disposés à la périphérie de la vacuole centrale, et une masse compacte (le noyau des auteurs pré-

(1) Wager. *The nucleus of the Yeast-Plant* (Ann. of Bot. XII, 1898).

Digitized by Google

cédents) qu'il assimile à un nucléole. Les figures de Wager ne sont pas sans rappeler ce que nous avons observé chez les individus de *Stichococcus* présentant une sorte de chromatolyse autour des vacuoles avoisinant le noyau, et on est en droit de se demander si ce qui n'est pour le *Stichococcus* qu'un phénomène anormal, provoqué par un mode de culture artificiel, ne serait pas la règle pour d'autres êtres tels que les levures.

Récemment Guilliermond (1) a étudié la structure cellulaire de certains Champignons inférieurs et en particulier des *Saccharomyces* ; il revient pour ces organismes à l'opinion ancienne, assimilant les granules chromatiques de Wager aux grains rouges de Bütschli, mais ne les regardant pas comme faisant partie du noyau ; le véritable noyau est pour lui ce que Wager considère comme n'étant qu'un nucléole ; Guilliermond appuie en particulier cette manière de voir sur le fait que ce corps n'est pas homogène comme cela serait s'il était un nucléole, mais présente un nucléoplasma limité par une membrane et à l'intérieur duquel se trouvent plusieurs granulations chromatiques ; cette structure est exactement celle que nous avons reconnue pour le *Stichococcus* dans certains cas particuliers (cultures en milieux riches en glucose, fig. 45 *a*, *b*, *c*, et fig. 50, Pl. 9).

Nous sommes amenés par nos observations, en les comparant avec celles qui ont trait aux levures, à reconnaître chez celles-ci, avec Guilliermond et un grand nombre d'auteurs antérieurs à Wager, l'existence d'un véritable noyau, voisin de la vacuole centrale.

En résumé, les observations précédentes relatives au noyau et aux granules du *Stichococcus bacillaris* nous montrent, comme l'étude du leucite, que la nature du milieu nutritif intervient pour modifier dans une certaine mesure la structure cellulaire ; cette conclusion est d'ailleurs indépendante des discussions auxquelles peuvent donner naissance la véritable nature des granules inclus, ainsi que la valeur des procédés de fixation et de coloration, car ceux-ci ont été les mêmes pour les échantillons que nous nous proposions de comparer.

(1) Guilliermond : *Recherches sur la structure de quelques Champignons inférieurs* (C. R. Ac. Sc., 21 janv. 1901).

Digitized by Google

CONCLUSIONS

De nos recherches sur le *Stichococcus bacillaris* Näg., il se dégage un certain nombre de conclusions dont les principales sont les suivantes :

Nous avons renouvelé la culture pure de cette Algue, déjà opérée par Beyerinck, et nous avons en particulier obtenu son développement en profondeur dans des milieux gélatinés.

Quoiqu'il n'exige pas de grandes quantités d'oxygène pour se développer, le *Stichococcus* ne se comporte jamais comme un être anaérobie.

Les diverses substances organiques agissent sur cette Algue pour modifier soit l'intensité de son développement soit sa couleur. On peut classer de la manière suivante les corps dont nous avons étudié l'action sur l'intensité du développement de l'Algue :

1° Les glucoses se montrent comme étant de beaucoup les aliments les plus favorables ;

2° Puis viennent la dextrine et la gomme, la glycérine et la mannite, qui se montrent encore comme ayant nettement la valeur d'aliments ;

3° Les saccharoses (saccharose, lactose, maltose), la peptone, l'inuline et l'amidon agissent très peu.

La couleur verte naturelle du *Stichococcus* est plus ou moins modifiée lorsque l'Algue se développe en présence des diverses substances organiques, et on peut à cet égard distinguer quatre catégories de teintes :

1° Les saccharoses laissent au *Stichococcus* sa teinte naturelle (teinte 5 de l'échelle des teintes, fig. 44, Pl. 8).

La glycérine et la mannite lui donnent une teinte plus foncée.

2° En présence de la dextrine, de l'inuline, de l'amidon, le *Stichococcus* acquiert une couleur verte tirant davantage sur le bleu (teinte n° 3).

3° La peptone lui donne une teinte olive très caractéristique (teinte n° 4).

4° Les glucoses atténuent beaucoup la couleur normale et rendent l'Algue plus ou moins jaune (teintes n° 1 et 2).

Digitized by Google

Les quelques substances minérales dont nous avons étudié l'action nous ont montré :

(*a*) que les sels d'ammonium constituent des aliments, tandis que les azotates ne sont pas assimilés ;

(*b*) que des substances qui sont toxiques à une dose peu élevée, telles que le sulfate de cuivre, le chlorhydrate de quinine, sont alimentaires à des doses infinitésimales.

A chacune des substances en présence desquelles se développe l'Algue correspondent une forme et des dimensions de la cellule, une forme et une couleur du leucite, caractéristiques de chacune d'elles. Rappelons par exemple la forme déchiquetée du leucite (dextrine) ou sa forme spiralée (peptone).

L'action la plus nette que subit le chloroleucite est celle qui provient de l'action des glucoses ; sous l'action d'un glucose, ce leucite devient très flou ou disparaît complètement, en même temps que le protoplasma subit une dégénérescence granulo-huileuse.

Les cultures faites en solutions glucosées nous ont accidentellement fourni une démonstration frappante de la nécessité d'opérer, dans des recherches de cette nature, sur des cultures faites à l'abri de bactéries; si en effet une culture se contamine par des bactéries, celles-ci utilisent très rapidement le glucose, et l'Algue, ne tardant pas à se développer dans de l'eau non sucrée, ne présente aucun des caractères nets des individus mis en présence de glucose.

Les différences très accentuées qui existent entre les individus développés dans les conditions normales de végétation et ceux qui sont en présence de diverses substances alimentaires permettent d'expliquer le dimorphisme remarquable que présentent les différents individus d'une même colonie qui s'est constituée en profondeur dans un milieu gélatiné.

Le degré de concentration d'une substance alimentaire, telle que le glucose, agit sur les dimensions de la cellule, dont le diamètre transversal diminue d'autant plus que la concentration est plus considérable.

A l'obscurité, le *Stichococcus* se développe avec une intensité presque aussi grande qu'à la lumière ; l'Algue n'y subit qu'un très léger étiolement.

Digitized by Google

Nous avons pu distinguer dans la cellule du *Stichococcus* :

1° Un noyau unique, apparaissant homogène dans les conditions normales, mais avec une structure différenciée lorsque l'Algue se développe en présence de glucose.

2° Des granulations de trois sortes :

(*a*) De petites granulations, visibles sur le vivant, qui paraissent être constituées par une substance oléagineuse.

(*b*) Des granules plus gros, visibles sur le vivant, solubles dans l'acide acétique, prenant sous l'action des divers réactifs colorants toujours la même teinte rouge violacée; ils sont analogues aux grains rouges signalés chez beaucoup d'êtres unicellulaires.

(*c*) Des granulations, invisibles sur le vivant, insolubles dans l'acide acétique, colorables de la même façon que les précédents, et apparaissant comme ayant une origine nucléaire.

Les conditions de formation de ces deux dernières catégories de granulations peuvent faire penser qu'on est en présence de produits de dégénérescence cellulaire.

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche 7.

(A moins d'indication contraire le grossissement des figures est de 970)

Fig. 1 *a*. — Culture du *Stichococcus bacillaris* sur Navet (1/1).

Fig. 1 *b*. — Culture sur Potiron (1/1).

Fig. 2. — *Stichococcus* provenant d'une culture superficielle sur gélatine pure ; l'Algue a les mêmes caractères que sur l'écorce d'arbre qui formait son substratum naturel.

Fig. 3. — *Stichococcus* en culture dans une solution de glucose pur à 0,03 °/₀.

Fig. 4. — Idem à 0,3 °/₀.

Fig. 5. — Idem à 3 °/₀.

Fig. 6. — Idem à 6 °/₀.

Fig. 7. — Culture en solution de glucose du commerce à 8 °/₀ ; *a*, individus à leucite flou et à gouttelettes huileuses.

Fig. 8. — Culture en solution de glucose du commerce à 12 °/₀ ; *a*, comme dans la fig. 7.

Digitized by Google

Fig. 9. — Culture en profondeur dans une solution à 3 °/₀ de glucose du commerce gélatiné ; individus à leucite morcelé en 2-3-4 fragments.

Fig. 10. — Culture en solution gélatinée de glucose du commerce à 8 °/₀ ; individus à leucite morcelé en nombreux fragments.

Fig. 11. — Culture sur Potiron.

Fig. 12. — Culture dans une solution de lévulose à 3 °/₀.

Fig. 13. — Culture dans une solution gélatinée de glucose à 3 °/₀ ; *a*, individus décolorés ; *b*, individus à structure normale.

Fig. 14. — Culture en profondeur dans un bouillon de Potiron gélatiné ; mêmes lettres que pour la figure 13.

Fig. 15. — Culture dans une solution de saccharose à 3 °/₀ ; *a*, individus agglomérés en groupes, présentant des leucites très morcelés ; *b*, individus à protoplasma trabéculaire munis de granules de dégénérescence.

Fig. 16. — Culture dans une solution gélatinée de saccharose à 3 °/₀.

Fig. 17. — Culture sur tranche de Navet.

Fig. 18. — Culture dans une solution de maltose à 3 °/₀ ; *a*, une cellule a sa paroi fortement épaissie et striée.

Fig. 19. — Culture dans une solution de maltose à 3 °/₀ ; *a*, exemple d'individus aberrants, où l'allongement de la cellule et la division du leucite n'ont pas été suivis du cloisonnement cellulaire normal.

Fig. 20. — Culture dans une solution gélatinée de lactose à 3 °/₀.

Fig. 21. — Culture dans une solution de mannite à 3 °/₀ gélatinée.

Fig. 22. — Culture dans une solution de glycérine à 3 °/₀.

Fig. 23. — Culture dans une solution de dextrine à 3 °/₀. Le leucite est profondément échancré.

Fig. 24. — Culture dans une solution gélatinée de dextrine à 3 °/₀.

Planche 8.

Fig. 25. — Culture dans l'eau additionnée de 3 °/₀ de fécule.

Fig. 26. — Culture dans l'empois de fécule à 3 °/₀ gélatiné.

Fig. 27. — Culture dans une solution d'inuline à 3 °/₀.

Fig. 28. — Culture dans une solution de gomme à 3 °/₀.

Fig. 29. — Culture dans une solution à 0,05 °/₀ d'azotate d'ammonium.

Fig. 30. — Culture dans une solution de sulfate de cuivre à 0,0000005 °/₀.

Fig. 31. — Culture dans une solution de sulfate de cuivre à 0,00005 °/₀.

Fig. 32. — Culture dans une solution d'acide citrique à 0,003 °/₀.

Fig. 33. — Culture dans une solution de chlorhydrate de quinine à 0, 001 °/₀.

Digitized by Google

Fig. 34. — Culture dans une solution aqueuse de peptone à 3 °/₀.

Fig. 35. — Culture dans une solution gélatinée de peptone à 3 °/₀.

Fig. 36. — Culture sur tranches de Potiron à l'obscurité.

Fig. 37. — Culture sur tranches de Navet à l'obscurité.

Fig. 38. — Culture dans une solution de lévulose envahie par des bactéries : le *Stichococcus* présente l'aspect normal.

Fig. 39. — Cellules de *Stichococcus* développées dans une solution de glucose à 1 °/₀, fixées par le liquide de Flemming et colorées à la fuchsine (2.000).

Fig. 40. — Cellules développées dans une solution de glucose à 12 °/₀, fixées par le liquide de Flemming, colorées au bleu de méthylène (2.000).

Fig. 41. — Colonies superficielles de *Stichococcus* sur milieu gélatiné glucosé ; *a*, colonies encore recouvertes d'une mince couche de gélatine ; *b*, colonie qui est en contact direct avec l'air et s'est fortement accrue ; *dcef*, colonie semblable à la précédente mais dont l'extrémité d'abord libre a pris contact avec la gélatine (6/1).

Fig. 42. — Culture dans une solution gélatinée de saccharose à 3 °/₀ (Gr. nat.).

Fig. 43). — Culture dans une solution de glucose à 3 °/₀ gélatinée. (Gr. nat.).

Fig. 44. — Échelle des teintes donnant les principales colorations offertes par les colonies de *Stichococcus* développées en milieux gélatinés et examinées par réflexion.

Planche 9.

(Toutes les figures correspondent à un grossissement de 2000).

Fig. 45. — Cellules développées dans une solution de glucose à 1 °/₀, fixées par l'alcool à 80° et colorées à la fuchsine.

Fig. 46. — Cellules développées dans une solution de glucose à 1 °/₀, fixées par le liquide de Flemming et colorées à la fuchsine.

Fig. 47. — Solution de glucose à 1 °/₀ (alcool absolu, violet de gentiane).

Fig. 48. — Solution de glucose à 12 °/₀ (alcool à 80°, violet de gentiane).

Fig. 49. — Solution de glucose à 12 °/₀ (Flemming, fuchsine).

Fig. 50. — Culture de 15 jours sur tranche de Potiron (Flemming, bleu de méthylène).

Fig. 51. — Fond d'une culture de 5 mois sur Potiron (Flemming, bleu de méthylène).

Fig. 52. — Solution de maltose à 3 °/₀ (Flemming, fuchsine).

Digitized by Google

Fig. 53. — Solution de maltose à 3 °/₀ (alcool à 80°, violet de gentiane).

Fig. 54. — Solution de gomme à 3 °/₀ (Flemming, fuchsine).

Fig. 55. — Solution de gomme à 3 °/₀ (alcool à 80°, violet de gentiane).

Fig. 56. — Solution de dextrine à 3 °/₀ (Flemming, fuchsine).

Fig. 57. — Empois d'amidon à 3 °/₀ (alcool à 80°, violet de gentiane).

Fig. 58. — Solution de glycérine à 3 °/₀ (carmin acétique).

Fig. 59. — Solution de glycérine à 3 °/₀ (alcool à 80°, violet de gentiane).

Fig. 60. — Eau ordinaire (alcool à 80°, violet de gentiane).

Fig. 61. — Solution de glucose pur à 0,03 °/₀ dans de l'eau redistillée (Flemming, bleu de méthylène).

Fig. 62. — Culture profonde en saccharose à 3 °/₀ gélatiné (Flemming, bleu de méthylène).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE PHYSIOLOGIE ET DE CHIMIE

VÉGÉTALES

PARUS DE 1893 à 1900 (*Suite*)

L'étude des oxydases est devenue à l'ordre du jour depuis les travaux de Bertrand.

Ainsi Bourquelot (1) a montré que les graines de la grosse Fève renferment de la tyrosine qui s'oxyde et noircit à la maturité.

En étudiant les circonstances dans lesquelles le jus de pommes se colore au cours de la fabrication du cidre, Lindet (2) a été amené à conclure qu'il existe, localisés dans des cellules spéciales, du tanin et une oxydase qui se trouveraient brusquement en contact quand le coutcau, le broyeur ou la râpe déchirent les tissus. En effet, des jus ou des tranches de pommes, placés sous une cloche en contact avec de l'air, absorbent de l'oxygène et dégagent de l'acide carbonique; le jus bouilli rsste incolore et ne donne lieu à aucun échange de gaz. Si l'on additionne d'alcool le jus de pommes, on obtient un précipité qui, ajouté à du jus bouilli, en provoque l'oxydation ; ce même précipité, redissous dans l'eau, oxyde le pyrogallol.

De même le vin abandonné à la lumière laisse se déposer sa matière colorante. Or ce phénomène se produit d'une façon exagérée dans la maladie du vin qu'on nomme la *casse* et qui n'est qu'un vieillissement rapide et intense.

Gouirand (3) a démontré le premier la nature diastasique de la casse. Bertrand (4), puis Martinand (5) firent voir que la diastase en question est probablement identique à la laccase. Elle est surtout localisée dans le tissu ligneux, notamment autour des pépins (Bouffard et Sémichon) (6). Elle peut provenir non seulement du raisin lui-même, mais encore, selon Laborde (7), du *Botrytis cinerea*, moisissure banale, très répandue, qui cause la *pourriture noble*.

(1) Journal de Pharmacie et de Chimie. 1er novembre 1898.
(2) CR. CXX, 370.
(3) CR. CXX, 877.
(4) *Ann. agron.* XXIII, p. 385. 1897.
(5) CR. CXX 1426.
(6) Revue de Viticulture, t. IX, 509.
(7) CR. CXXVI, 423-536.

Digitized by Google

Telles sont donc les oxydases. Mais il est bien entendu, fait observer Duclaux, que dans toute oxydation il y a nécessairement une désoxydation concomitante, ne fût-ce que celle de l'air extérieur, quand l'oxygène est absorbé en nature. S'il est emprunté à des substances le cédant facilement, l'action d'une diastase oxydante peut produire un milieu réducteur. Or Rey-Pailhade a constaté que certaines cellules de Levure de bière peuvent, quand elles sont mises au contact de fleur de soufre, engendrer de l'hydrogène sulfuré et qu'elles perdent ce pouvoir après chauffage à l'ébullition; les cellules sécrèteraient donc une diastase hydrogénante, le *philothion*.

Enfin Bertrand (1) a constaté que la laccase ne peut fixer l'oxygène de l'air sur les substances organiques en l'absence de *manganèse*; ce corps ne peut être remplacé d'une manière utile par aucun métal, même par le fer. Les oxydases, qui contiennent ce corps, « seraient alors des combinaisons spéciales du manganèse dans lesquelles le radical acide probablement de nature protéique et variable, avec le ferment considéré aurait juste l'affinité nécessaire pour maintenir le métal en dissolution, c'est-à-dire sous la forme la plus propice au rôle qu'il doit remplir. Le manganèse serait donc, dans cette conception, le véritable élément actif de l'oxydase, celui qui fonctionne à la fois comme activeur et comme convoyeur de l'oxgène; la matière albuminoïde de son côté apporterait au ferment les autres caractères, ceux qui se manifestent par l'analyse élémentaire, l'action des réactifs (alcool, sels) et des agents physiques (chaleur, dialyse). »

On sait que Frémy, en 1840, découvrit un ferment soluble, la *pectase*, ayant la propriété de coaguler des sucs végétaux riches en pectine. Selon ce chimiste, la pectase aurait existé sous la forme soluble, dans les racines de Carottes et de Betteraves et sous la forme insoluble dans les pommes et autres fruits acides. Cette fermentation aurait lieu sans dégagement de gaz; elle se produirait à l'abri de l'air et la température la plus favorable serait de 30 degrés. Bertrand et Mallèvre (2) ont repris l'étude de ce curieux ferment et sont arrivés à montrer qu'il ne peut à lui seul coaguler la pectine comme on le croyait auparavant. La pectine qui se dissout dans l'eau en toutes proportions, ne devient de l'acide pectique, qui lui, est insoluble, bien qu'ayant la même composition centésimale, qu'en présence d'un sel soluble de calcium, de baryum ou de strontium. Le précipité formé dans ces conditions n'est pas de l'acide pectique mais bien un pectate alcalino-serreux. D'autre part, cette pectase existe en dissolution aussi bien dans le suc cellulaire des fruits acides que dans celui des racines de Carottes. Il n'y a pas de

(1) Ann. agron. 1897, p. 390.

(2) Bertrand et Mallèvre : *Sur la pectase et la fermentation pectique* CR. CXIX. 1012. — *Nouvelles recherches sur la pectase et la fermentation pectique*. CR. CXX. 110.

Digitized by Google

pectase insoluble; mais dans le suc des fruits acides la présence du ferment peut être masquée par l'acidité du milieu; son action n'apparaît alors qu'après neutralisation.

La pectase est extrêmement répandue chez les plantes vertes. Bertrand et Mallèvre l'ont rencontrée dans plus de 40 espèces bien différentes dont 5 Cryptogames. On peut la trouver dans tous les organes: racines, tiges, feuilles, fruits; mais son activité varie avec les espèces et les organes considérés. Ce sont généralement les feuilles, surtout celles des plantes à croissance rapide qui fournissent le suc cellulaire le plus riche en pectase. La richesse de certaines feuilles (Luzerne, Trèfle) a même permis pour la première fois d'en préparer le ferment.

Mais qu'est-ce au juste que la pectine? Dans l'esprit de Braconnot qui, le premier, en 1881, a fait connaître les pectines comme principes immédiats, celles-ci sont des substances qui, comme des gommes et mucilages, donnent avec de l'eau des solutions visqueuses et qui, comme la plupart des gommes, fournissent de l'acide mucique quand on les traite par l'acide nitrique. Mais, et c'est par là qu'elles diffèrent des mucilages et des gommes, les pectines, en solution dans l'eau, possèdent en outre la propriété de se coaguler par l'addition d'eau de baryte ou de chaux et de donner de l'acide pectique par la potasse.

Frémy a ajouté à ces données, en 1840, que la pectase coagule la pectine comme le fait la présure vis-à-vis de la caséine. Nous venons de voir ce qu'il faut penser de cette conception.

Plus tard, en 1868, Scheibler ayant retiré des Betteraves une substance analogue aux pectines et préparé de l'arabinose par hydrolyse de cette matière, d'autres recherches ont suivi, inspirées par celles de Scheiller et dont les résultats conduisent à rapprocher les pectines d'hydrates de carbone composés de galactane (en raison de la production d'acide mucique par l'acide nitrique) et d'arabane (en raison de la formation d'arabinose par hydrolyse). Mais étaient-ce là de vraies pectines?

Bourquelot (1) a étudié les pectines de Gentianes, de Rose, de Coings, de *Cynorrhodon*, de Groseille à maquereau. Ces pectines agissent sur la lumière polarisée, contrairement à ce que pensait Frémy; elles sont dextrogyres, mais leurs pouvoirs rotatoires sont différents. Hydrolysées par l'acide sulfurique, elles ont donné de l'arabinose. Traitées par l'acide nitrique elles ont donné de l'acide mucique.

Un ferment, contenu dans l'orge germée peut hydrolyser les pectines, mais comme la salive et le liquide de l'*Aspergillus niger* en sont incapables, ce ferment est différent de l'amylase; c'est de la pectinase.

Si l'on ajoute de la pectinase sous forme de macération de malt à une solution aqueuse de pectine et si on laisse en contact un temps suffisant, la solution devient incoagulable par la pectase; de plus, il se

(1) Bourquelot: *Sur les pectines*. CR. CXXVIII. 1241.

Digitized by Google

forme une certaine quantité de sucres réducteurs. Mais la pectinase peut hydrolyser ce coagulum de pectine qui a subi l'action de la pectase.

Il se passe donc ici des phénomènes analogues à ceux que l'on connaît relativement à l'action de la présure et de la trypsine ou caséase sur la caséine. La caséine, en effet, est coagulée par la présure et peptonisée par la trypsine du pancréas et la trypsine peptonise aussi bien la caséine en solution que la caséine coagulée.

Omelianski (1) a isolé un ferment cellulosique produisant une fermentation butyrique. Ce bacille a été retiré de la terre ou du limon et rentre dans le cas de ceux qui ont été trouvés par Dehérain et Maquenne et font fermenter la cellulose.

Effront (2), qui a trouvé dans les graines du Caroubier *(Ceratonia siliqua)* un hydrate de carbone, la *caroubine*, a pu déceler, pendant la germination de ces graines, la présence d'une diastase hydrolysante, la *caroubinase*; cette diastase est à la fois un agent liquéfiant et saccharifiant.

Gérard (3) et Camus (4) ont découvert simultanément la présence de la *lipase* dans deux Champignons inférieurs, le *Penicillium glaucum* et l'*Aspergillus niger*. Ces auteurs ont caractérisé la diastase d'après le procédé de Hanriot qui l'a trouvée dans le sang où elle saponifie les graisses et les dédouble en glycérine et en acides gras.

Signalons en passant les nombreuses recherches sur les diastases des plantes effectuées par Bourquelot et ses collaborateurs en dehors de celles que nous avons analysées plus haut (5).

(1) CR. CXXV. 970.
(2) CR. CXXV. 39.
(3) CR. CXXIV. 370.
(4) Soc. biol. 20 et 27 fév. 1897.
(5) *Présence et rôle d'un ferment analogue à l'émulsine dans quelques champignons parasites des arbres ou vivant sur le bois* (CR. CXVII. 383).
*Les ferments solubles de l'*Aspergillus niger (Bull. Soc. mycol. IX, 230).
Sur les propriétés de l'émulsine des champignons (CR. CXXI. 1895).
Les ferments solubles du Polyporus sulfureus (Bull. Soc. mycol. XI. 325).
Les ferments oxydants dans les champignons (CR. CXXI. 783.)
Le bleuissement et le noircissement des champignons (Soc biol. 10e sér. II.582).
Influence de la réaction du milieu sur l'action du ferment oxydant des champignons (Ch. CXXIII. 260, etc.)

(*A suivre*). Ed. Griffon.

425 — Lille. imp. Le Bigot frères. Le Gérant: Th. Clerquin.

Digitized by Google

L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE

AUX PRESSIONS INFÉRIEURES

A LA PRESSION ATMOSPHÉRIQUE

par M. Jean FRIEDEL

CHAPITRE PREMIER

INTRODUCTION

PRINCIPE DE LA MÉTHODE. — DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

L'étude de l'influence de la pression sur l'assimilation chlorophyllienne implique plusieurs questions bien distinctes. On peut chercher à connaître l'action d'une modification de la pression totale de l'air additionné de gaz carbonique ou de la pression partielle d'un des gaz qui le composent.

Aucun travail n'a eu jusqu'ici pour objet l'action de la pression totale.

On s'est au contraire occupé depuis longtemps de l'influence de la pression relative du gaz carbonique sur l'assimilation ; les recherches les plus anciennes faites sur ce sujet sont dues à Théodore de Saussure. M. Godlewski (1) a déterminé exactement la loi de l'action ; on peut trouver dans son mémoire un historique très détaillé de la question. M. Kreusler (2) a confirmé les résultats de M. Godlewski en opérant dans des conditions plus voisines de celles de la nature.

J'ai étudié l'influence de la pression totale, dans de l'air plus ou moins raréfié ; la plupart des déterminations portent sur le

(1) Godlewski : Arbeit d. Bot. Instituts in Würzburg, 1873, Bd 1, p. 343.
(2) Kreusler : Landwirthschaftl. Jahrbuch. 1885, Bd, 14, p. 351

Digitized by Google

phénomène résultant de l'assimilation et de la respiration; l'intensité de la respiration étant en général négligeable dans les conditions où j'ai opéré, la séparation des deux facteurs n'était pas nécessaire.

Une première série d'expériences a eu pour but de déterminer la loi du phénomène correspondant à une simple raréfaction d'air enrichi de gaz carbonique.

J'ai ensuite cherché à séparer l'action de la pression totale de celle du gaz carbonique. Quelques expériences ont permis d'élucider le rôle de certaines influences accessoires, telles que la pression relative de l'oxygène, le volume du gaz employé, etc...

Voici le principe général de la méthode suivie :

Deux feuilles aussi identiques que possible sont placées dans des éprouvettes retournées sur le mercure contenant chacune une atmosphère artificielle, suffisamment riche en gaz carbonique. L'une des éprouvettes est mise dans un récipient dans lequel on raréfie l'air, l'autre dans un récipient semblable, maintenu à la pression normale. Les deux appareils sont exposés à une même lumière pendant un certain temps. L'expérience terminée, on analyse l'air des deux éprouvettes. On détermine ainsi la quantité de gaz carbonique absorbé, et la quantité d'oxygène dégagé. Soit A la mesure de l'assimilation correspondant à la pression atmosphérique, B l'assimilation correspondant à la pression étudiée de $\frac{1}{n^e}$ d'atmosphère. L'action de la pression sur l'assimilation sera mesurée par le rapport $\frac{B}{A}$.

On pourrait objecter que les feuilles détachées de la plante sont dans des conditions anormales. J'ai fait une série d'expériences sur une plante entière (*Lepidium sativum*), et j'ai trouvé une loi semblable à celle qui est suivie par les feuilles.

Lorsqu'on opère dans de l'air humide (ce qui a toujours été le cas dans mes recherches) les feuilles détachées se comportent comme si elles étaient en place, pourvu qu'elles soient fraîchement cueillies et que l'expérience ne soit pas trop prolongée.

Ce fait a été constaté par tous les physiologistes, et j'ai d'ailleurs eu souvent l'occasion de le vérifier. Parfois les mêmes feuilles ont pu servir à deux expériences consécutives, et les chiffres obte-

Digitized by Google

nus ont concordé parfaitement, ce qui prouve que les feuilles n'étaient pas en train de dépérir.

Dans tous les travaux où l'on a pu comparer les résultats obtenus avec des feuilles, et avec des plantes entières, on a vu qu'ils concordaient.

Le principe de la méthode étant établi, il convient d'exposer le dispositif expérimental. Les premières expériences ont été faites avec de grands cylindres de verre à douilles de cuivre, employés par M. Jaccard dans ses recherches sur l'influence de la pression sur le développement des végétaux.

Les éprouvettes étaient retournées sur des verres pleins de mercure; dans l'appareil où l'air était raréfié, un tube contenant un peu d'air et retourné aussi sur le mercure donnait, en vertu de la loi de Mariotte, une indication approximative de la pression. J'ai pu ainsi déterminer la valeur du phénomène pour l'*Evonymus japonicus* à 1/2 atmosphère.

J'ai renoncé à ce mode opératoire à cause de la difficulté du lutage, et du manque de précision dans la mesure de la pression.

Le dispositif suivant a donné au contraire de très bons résultats, et je m'en suis servi pour l'ensemble de ces recherches.

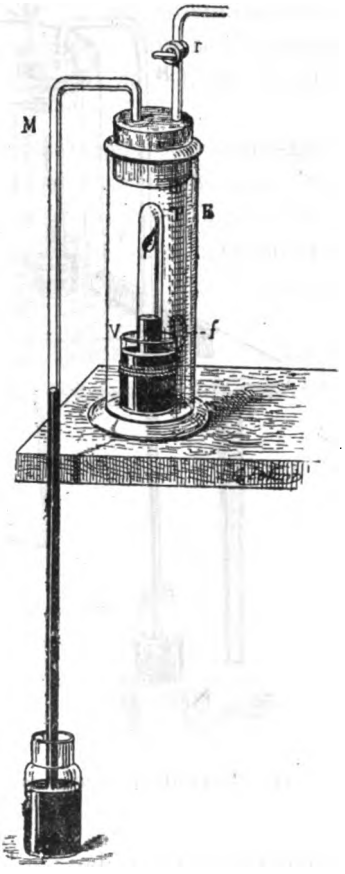


Fig. 54.— Appareil pour étudier l'assimilation aux basses pressions.

L'appareil se compose d'une éprouvette cylindrique en verre ordinaire fermée par un gros bouchon de caoutchouc percé de deux trous, dont l'un reçoit un robinet de verre (r), l'autre un tube coudé deux fois, servant de manomètre M (fig. 54). L'extrémité du tube plonge dans un flacon rempli de

Digitized by Google

mercure, l'ascension de ce liquide donne la mesure de la pression. La feuille et l'air sur lesquels on opère sont contenus dans un tube à essai T en verre épais retourné sur un petit vase plein de mercure. On descend le tout dans l'éprouvette au moyen d'une ficelle.

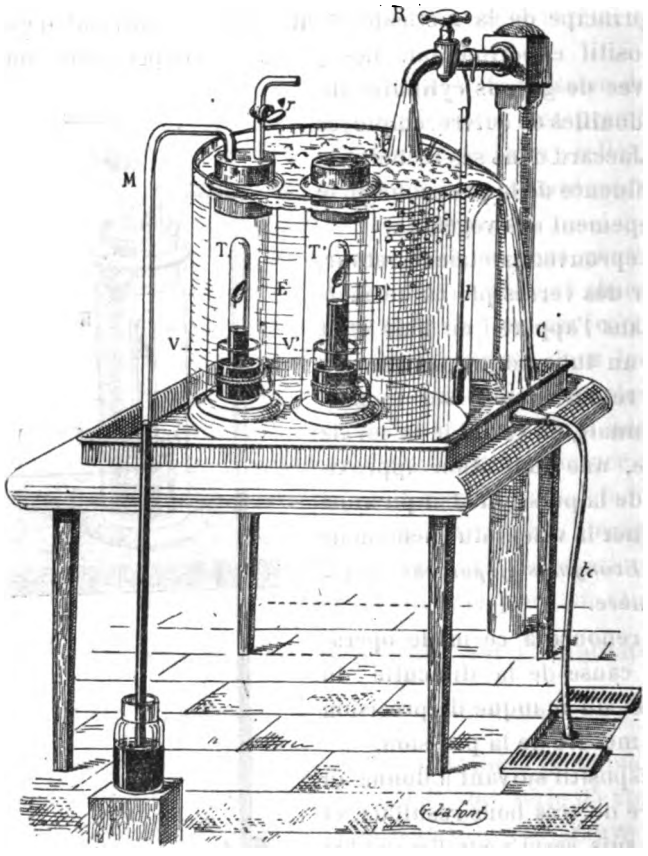


Fig. 55. — Dispositif pour maintenir constante la température des appareils d'assimilation.

Le témoin est placé dans des conditions exactement semblables, mais il n'a besoin ni de robinet, ni de manomètre. Le bouchon de l'appareil où l'on doit faire le vide a été préalablement mouillé de manière à mieux fermer. Le lutage est assuré extérieurement à l'aide de gélatine glycérinée.

Digitized by Google

Lorsque la température n'est pas trop élevée, on peut exposer directement l'appareil aux rayons du soleil. En été, la chaleur qui influe proportionnellement plus sur la respiration que sur l'assimilation introduit des causes d'erreurs assez graves.

Il est vrai que, dans les tableaux du chapitre III, on voit que le phénomène est quelquefois très régulier au voisinage de trente degrés, mais c'est une exception, et dans ces conditions, on a souvent des résultats capricieux. Pour avoir quelque certitude, il ne faut guère s'élever au dessus de 22° ou de 23°. On obtient facilement une température inférieure à cette limite, quelle que soit la chaleur extérieure, en se servant d'un cristallisoir *c* dans lequel l'eau se renouvelle continuellement (fig. 55).

La pression lue au manomètre n'est pas rigoureusement égale à la pression de l'air sur lequel on opère, mais la différence n'est jamais que de cinq ou six centimètres de mercure au plus, et les chiffres obtenus montrent qu'il faut, au moins, une variation atteignant 3/4 d'atmosphère pour constater une modification sensible de l'assimilation.

Le mélange gazeux employé était introduit dans les tubes au moyen d'un appareil à prises auquel était adapté un appareil à acide carbonique.

Digitized by Google

CHAPITRE II

LA RESPIRATION DES FEUILLES DANS L'AIR RARÉFIÉ EST NÉGLIGEABLE POUR L'ÉTUDE DE L'ASSIMILATION.

Presque toutes les expériences qui vont être exposées ici ont porté sur le phénomène résultant de l'assimilation et de la respiration. Avant d'en donner les résultats, il convient de voir dans quelle mesure ils ont pu être modifiés par l'intervention de la respiration. Voici un certain nombre de chiffres obtenus en faisant respirer des feuilles d'*Evonymus japonicus*, à diverses pressions, dans une salle obscure. Le mode opératoire est celui qui a été expliqué dans le chapitre précédent. Comme la valeur de la respiration est assez faible pour des feuilles vertes prises dans les conditions où j'opérais, il a fallu prolonger assez longtemps les expériences pour obtenir des résultats appréciables.

Soient A, la respiration totale de la feuille témoin, r_A son quotient respiratoire : $\frac{CO^2}{O}$

B, la respiration de la feuille placée dans l'air raréfié, r_B son quotient respiratoire.

1/2 atmosphère. *Evonymus japonicus.*

L'intensité de la respiration totale est mesurée par la quantité de CO^2 que dégage le témoin.

DATES 1900	TEMPÉRATURE	DURÉE	RESPIRATION TOTALE	$\frac{B}{A_{co^2}}$	$\frac{B}{A_o}$	r_A	r_B
6 Février		16h 3/4	7,2	1,04	1,05	0,81	0,809
18 juin	24°	3h	2,8	0,87	0,95	0,92	1,093
10 nov.	15°	3h 55	3,52	1,08			
19 nov.		6h 50	2,86	0,94	0,89	0,86	0,92

J'ai refait cette dernière expérience en prenant comme témoin la feuille qui avait été dans l'air raréfié, et réciproquement ; j'ai

Digitized by Google

obtenu les résultats suivants : $\frac{B}{A_O} = 1,17$ $\frac{B}{A_{CO^2}} = 1,17$

La moyenne entre ces deux expériences donne :

$$\frac{B}{A_O} = 1,03 \qquad \frac{B}{A_{CO^2}} = 1,05$$

Le coefficient individuel des feuilles se trouve ainsi éliminé.

1/3 d'atmosphère. *Evonymus japonicus.*

DATE 1900	DURÉE	RESPIRATION TOTALE	$\frac{B}{A}$ CO^2	$\frac{B}{A}$ O	r_A	r_B
8 novembre	18 h. $^1/_2$	7,96	0,87	0,88	1,02	1,01
15 nov.		6,61	0,89	0,85	0,98	1,03
	1/4 d'atmosphère.					
18 nov.	16 h.	7,18	0,92	0,76	0,86	1,03
21 nov.	18 h. $^1/_2$	7,15	1,07	0,9	0,95	1,13
	1/5 d'atmosphère.					
7 novembre	15 h. 35	6,48	0,87	0,88	1,08	1,04

Une expérience faite sur le *Ligustrum japonicum*, le 23 juillet 1900, à $^1/_4$ d'atmosphère a donné les résultats suivants : $\frac{B}{A} = 0,91$ $r = \frac{CO^2}{O} = 1$

Jusqu'à $^1/_8$ d'atmosphère, la nature de la respiration n'est pas modifiée : on trouve toujours sensiblement le même quotient respiratoire qu'à la pression normale. L'intensité du phénomène ne semble pas avoir changé. Les différences obtenues sont faibles, et elles sont assez inconstantes ; tandis que, dans les chapitres suivants, on trouvera pour l'assimilation des lois très nettes.

Les divergences des chiffres sont du même ordre que celles qui ont été trouvées par M. Kreusler (1) lorsqu'il a étudié l'influence de la proportion de gaz carbonique sur la respiration.

On peut admettre que jusqu'à $^1/_8$ d'atmosphère la pression n'a pas d'influence sensible sur la respiration.

J'ai fait une expérience de respiration sur le *Ruscus* dans de l'air très raréfié (à $^1/_{13}$ d'atmosphère ; ce qui correspond à 6 c. de mercure).

(1) Kreusler : *Loc. cit.* Landwirth. Jahrb. 1885, Bd. 14.

Digitized by Google

A. — (Pression normale).

Air initial : air atmosphérique

Az.	79,07			
O	17,12	$+CO^2$	: 3,8	$r = 1,12$
CO^2	3,8	— O	: 3,38	

Az. 79,5
O 20,5 B. — $^1/_{11}$ d'atm.

$$\frac{B}{A_{CO^2}} = 0,92$$

Az.	77,44		
O	19,03	$+CO^2$	: 3,52
CO^2	3,52	— O	: 0,48

L'intensité du phénomène est restée la même ; sa nature est profondément modifiée. Ainsi, le quotient respiratoire ne change pas jusqu'à une certaine limite, puis, il se transforme brusquement quand la pression devient très faible, et le phénomène n'a plus rien de commun avec la respiration normale. Ce résultat est bien d'accord avec les faits observés par MM. Bonnier et Mangin dans leurs recherches sur la nature de la respiration chez des feuilles résistant à l'asphyxie.

On peut conclure des diverses expériences citées dans ce chapitre que la respiration n'est pas sensiblement modifiée par des dépressions telles que celles qui ont été réalisées dans ces recherches.

De plus, avec les feuilles vertes que j'ai employées, dans des conditions convenables de lumière et de température, la respiration est très faible vis-à-vis de l'assimilation. En ne tenant pas compte ici de la respiration, on ajoute simplement aux termes A et B, qui mesurent l'assimilation, une constante très petite. La modification du rapport $\frac{B}{A}$ est, par conséquent, tout à fait négligeable.

On peut encore faire une objection au principe de la méthode exposée dans le chapitre précédent : les liquides de la feuille tiennent des gaz en dissolution. Lorsqu'on met une feuille dans l'air raréfié ces gaz se dégagent : il y a là une possibilité d'erreur, puisque le même phénomène ne se produit pas chez la feuille témoin maintenue à la pression normale.

J'ai cherché à me rendre compte de l'intensité maxima de ce dégagement gazeux ; pour cela j'ai introduit dans une chambre barométrique des feuilles semblables à celles sur lesquelles j'ai opéré. Ces feuilles, placées dans le vide, laissent échapper les gaz qu'elles contiennent soit en dissolution dans le suc cellulaire, soit

Digitized by Google

interposés dans les méats. En mesurant le volume gazeux, en le ramenant à la pression normale, on a une limite supérieure de l'erreur possible.

J'ai employé un tube de Torricelli de 85^{cm} de long, et de $2^{cm},5$ de diamètre présentant à l'ouverture un rétrécissement qui permet de le boucher avec le doigt. Le tube, rempli de mercure, est retourné sur une cuve contenant le même liquide suivant le procédé habituel pour construire un baromètre. On note le niveau du mercure, puis on introduit une feuille. L'abaissement de niveau mesure la pression du gaz dégagé par la feuille.

Soient : R le rayon du tube ; K la distance du niveau du mercure au sommet du tube ; h la pression du gaz de la feuille, mesurée par la dénivellation du mercure ; H la pression atmosphérique lue au baromètre avant l'introduction de la feuille, V le volume occupé par le gaz à la pression h ; v à la pression H, on a :

$$Vh = vH \qquad v = \frac{Vh}{H} \qquad V = \pi R^2 K \qquad v = \frac{\pi R^2 K h}{H}$$

Voici le résultat d'une expérience faite le 30 décembre 1901, avec une feuille d'*Evonymus japonicus* :

$$H = 76^c,4 \qquad \pi R^2 = 4,9 \qquad \pi R^2 K = 42,73$$
$$h = 0,4$$
$$K = 8,7 \qquad v = \frac{42,73 \times 0,4}{76,4} = 0^{cc}22$$

Le volume du gaz dégagé par la feuille, ramené à la pression atmosphérique est ici sensiblement de $0^{cc}2$. Soit 10^{cc} le volume total, l'erreur possible serait égale à 0, 02 du volume total. Si tout le gaz dissous dans la feuille était du gaz carbonique, l'erreur ne serait pas négligeable. Supposons qu'il y ait 10 °/o de gaz carbonique dans l'atmosphère initiale donnée à la feuille, l'erreur serait égale à 0,2 du gaz carbonique mesuré par l'analyse.

Mais, en réalité, ce n'est là qu'une limite supérieure dont on reste, probablement, fort loin. J'ai constaté que le dégagement gazeux était presque instantané, il est donc très vraisemblable que, après l'expérience, lorsqu'on rétablit la pression normale, avant de faire l'analyse, les gaz mis en liberté se redissolvent immédiatement.

De plus, dans l'air plus raréfié, mais présentant toujours une pression appréciable, le dégagement gazeux est forcément plus faible que dans le vide barométrique. La possibilité d'erreur tenant

Digitized by Google

à ce dégagement est ainsi très réduite, et elle ne peut modifier sensiblement la marche générale du phénomène.

Le calcul qui précède a été établi d'après celle de mes expériences qui a donné le résultat le plus défavorable. Voici plusieurs nombres obtenus depuis avec des feuilles semblables à celles dont je me suis servi dans mes expériences d'assimilation :

Ruscus	*Evonymus*
4 janv. 1902, v = 0,19	6 janv. 1902, feuille de l'année, v = 0,08
6 » » v = 0,07	» » vieille feuille, v = 0,047
7 » » v = 0,066	7 » » très jeune feuille, v = 0,14
9 » » v = 0,14	11 » » » » » v = 0,097

J'ai opéré aussi sur un morceau de papier de la taille des feuilles employées, pour avoir une idée de la quantité d'air qui peut être introduite mécaniquement, j'ai trouvé : v = 0,02.

Enfin, j'ai remis la même feuille en expérience plusieurs fois de suite à quelques secondes d'intervalle, et j'ai toujours trouvé sensiblement le même dégagement gazeux. Placée dans le vide, la feuille laisse échapper instantanément les gaz qu'elle contient ; si on la reporte à la pression normale, elle absorbe aussitôt une même quantité de gaz puisqu'elle donne plusieurs fois de suite des dégagements égaux. Ce fait, sans lever entièrement l'objection qui pourrait être faite ici, en diminue bien l'importance. On peut conclure que, probablement, le phénomène en question n'a pas d'influence et que, s'il en a une, il peut seulement modifier légèrement les valeurs numériques correspondant aux très basses pressions sans changer l'allure générale des courbes. On verra plus loin que les gaz dégagés par la feuille dans l'air raréfié n'ont aucune action sur l'assimilation.

Digitized by Google

CHAPITRE III

ASSIMILATION DANS L'AIR RARÉFIÉ : *EVONYMUS JAPONICUS, LIGUSTRUM JAPONICUM, RUSCUS ACULEATUS.*

Il convient de donner d'abord un tableau d'ensemble des résultats obtenus pour les trois plantes.

Soient A, l'assimilation de la feuille témoin, mesurée par le volume de gaz carbonique absorbé, ou d'oxygène dégagé, B l'assimilation correspondante de la feuille placée à une pression réduite.

Voici les valeurs moyennes des rapports $\frac{B}{A}$:

VALEURS du rapport entre l'assimilation d'une feuille placée à la pression indiquée, et l'assimilation d'une feuille maintenue à la pression normale.

Pressions en atmosphères	Evonymus	Ligustrum	Ruscus
1	1	1	1
$^3/_4$	1	0.97	»
$^2/_3$	0.85	0.84	»
$^1/_2$	0.75	0.74	*0.67*
$\frac{^1/_2 + ^1/_3}{2}$	*0.45*	»	»
$^1/_3$	0.64	0.48	0.73
$\frac{^1/_3 + ^1/_4}{2}$	0.71	*0.45*	»
$^1/_4$	0.84	0.47	0.76
$^1/_5$	1.3	0.70	2.24
$^1/_6$	»	»	1.10
$^1/_7$	1.77	»	»
$^1/_8$	0.59	0.55	0.53
$^1/_9$	0.18	0.24	»
$^1/_{10}$	»	»	0.15

Digitized by Google

Ces chiffres montrent que, chez les trois plantes, le phénomène a une allure très analogue bien que les valeurs numériques soient différentes. L'assimilation diminue avec la pression, passe par un minimum, puis augmente. Lorsqu'on pousse la raréfaction de l'air assez loin, elle diminue de nouveau quand la pression relative du gaz carbonique devient très faible. On se rend mieux compte du phénomène, en se reportant aux courbes (fig. 56).

Elles présentent deux points singuliers : un minimum et un maximum. Dans le tableau précédent, on a indiqué en italiques le

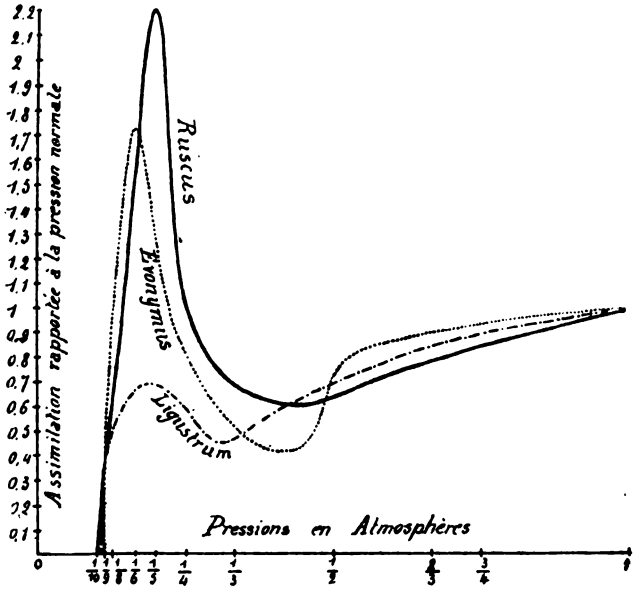


Fig. 56. — Courbes de l'action d'une raréfaction des gaz sur l'assimilation.

chiffre le plus voisin du minimum, et en caractère gras le chiffre le plus voisin du maximum ; la position de ces points est très variable suivant la plante.

La complexité du résultat obtenu fait penser immédiatement qu'on est ici en présence de la résultante de deux ou de plusieurs phénomènes qui doivent varier suivant des lois très différentes. On conçoit, en effet, qu'en raréfiant un mélange d'air et de gaz carbonique, on modifie plusieurs facteurs à la fois : la pression totale

Digitized by Google

du mélange et la pression particulière de chacun des gaz qui le composent.

Voici une série de tableaux donnant tous les résultats fournis directement par l'expérience :

I. Evonymus Japonicus

1° *Expériences à 1/2 atmosphère.*

DATES (1900)	CO^2 INIT. %	assim. (mesuré p. O dégagé par le témoin)	TEMPÉRATURE	DURÉE	$\frac{B}{Aco^2}$	$\frac{B}{Ao}$	R_A	R_B
2 mars	10,12	7,96		5 h.25	0,68	0,70	1	1,01
13 mars	7,05	5,34	9° 1/2	2 h.m.5	0,8	0,86	1,08	1,1
22 mars	10,21	7,13	de 9 à 15°	1 h.1/2	0,735	0,74	1,	1,01
31 mars	9,7	7,71	de 5 à 12°	3 h.	0,76	0,83	1,05	1,17
12 déc.	16,05			1 h.5	0,75			
13 déc.	16,09		9°	1 h.20	0,72			
14 juin	9,64			35 min.	0,74	0,81	0,96	1,06

Moyenne générale : 0,75.

2° *Expériences à 3/4 d'atmosphère.*

2 avril	9,2	4,52	15°	1 h.m.1/4	1,06	1,03	0,96	0,93
26 déc.	3,36			1 h. 5	0,9			
27 déc.	7,25	1,51	11°,5	2 h. 20	1,04			

J'ai recommencé cette dernière expérience, en prenant comme témoin la feuille qui avait été dans l'air raréfié, et réciproquement, j'ai trouvé : $\frac{B}{A} = 0,96$.

Moyenne générale : 1.

Une dépression de $^3/_4$ d'atmosphère ne modifie pas l'assimilation chez l'*Evonymus japonicus*.

3° *Expériences à 1/3 d'atmosphère.*

DATES (1900)	CO^2 INITIAL	DURÉE	TEMPÉRATURE	$\frac{B}{Aco^2}$	$\frac{B}{Ao}$	R_A	R_B
2 Avril	9,34	2 h. 20		0,71	0,72	1,1	1,1
2 Mai	10,06	3/4 d'h.		0,64	0,62	1,02	1,01
13 Déc.	12	1 h. 25	9°	0,56	0,64	0,93	1,02

Moyenne générale : 0,64.

Digitized by Google

DATES (1900)	CO^2 INITIAL	DURÉE	TEMPÉRATURE	$\frac{B}{A_{CO^2}}$	$\frac{B}{A_O}$	R_A	R_B
		Valeur moyenne entre $^1/_2$ et $^1/_4$					
27 Nov.	7,65	35 min.	15°	0,71			
		4° Expériences à 1/4 d'atmosphère.					
24 Nov.	10,44	50 min.		0,89	0,87	0,99	0,97
26 Nov.	10,34	1 h. 5	12°	0,81	0,82	0,91	0,91
Expérience inv.	10,03	1 h. 25		0,805	0,86	0,87	0,93
		Moyenne générale : 0,84.					

Détermination du minimum. — Valeur moyenne entre $^1/_2$ et $^1/_3$ correspondant au minimum.

DATES	CO^2 INITIAL	DURÉE	$\frac{B}{A}$
6 Décembre 1900	8,73	1 h. 30	0,489
Expér. inverse	7,29	1 h. 25	0,31
		Moyenne,	0,4
1 Décembre 1900	10,39	1 h. 20	0,39

Une expérience faite à une pression intermédiaire entre $^1/_2$ atmosphère et la valeur moyenne entre $^1/_2$ et $^1/_3$ a donné : $\frac{B}{A} = 0,45$.

		1/5 d'atmosphère.	
18 Décembre 1900	6,46	1 h. 20	1,15
	10,82	2h moins 5	1,38
Expér. inverse		3h moins 5	1,27
20 Décembre 1900	17,42	2h moins 7	1,33
29 Décembre 1900	9,87	1 h.	1,28

Lorsqu'on descend à une pression notablement inférieure à celle qui correspond au minimum, la concordance des chiffres n'est plus aussi précise qu'aux pressions plus élevées. On en comprend facilement la raison, si l'on considère la courbe ; dans la région considérée, elle s'élève très brusquement, et les plus faibles différences de pression modifient l'assimilation d'une manière très notable.

Au voisinage du maximum, et dans la partie descendante terminale de la courbe, ce caractère s'accentue encore ; on est obligé de se borner à suivre le sens du phénomène, ce qu'on obtient d'ailleurs avec une grande netteté.

Digitized by Google

1/8 d'atmosphère : 14 mars 1901 $\frac{B}{A} = 0,59$ $R^a = 1,01$

1/7 d'atmosphère : 2 mars 1901 $\frac{B}{A} = 1,77$ $R_B = 0,94$

Le maximum correspond sensiblement à $^1/_7$ d'atmosphère.

Valeur moyenne entre $^1/_7$ et $^1/_8$: 6 Mars 1901 $\frac{B}{A} = 1,06$

1/9 d'atmosphère : 9 mars 1901 $\frac{B}{A} = 0,18$ $R_B = 0,91$

Il était nécessaire de donner ainsi pour une plante le détail des résultats numériques, afin qu'on puisse se rendre compte du degré de précision avec lequel ils sont déterminés. En considérant les valeurs des quotients résultats aux pressions les plus faibles, on constate qu'ils restent toujours voisins de l'unité. Une diminution de pression ne modifie en rien la nature de l'assimilation chlorophyllienne.

Remarquons en outre que la teneur initiale en gaz carbonique peut varier entre certaines limites sans que le rapport $\frac{B}{A}$ soit modifié ; on reviendra d'ailleurs sur ce point dans le chapitre où l'on étudiera l'action de la pression relative du gaz carbonique, et de la pression totale modifiées chacune isolément.

Les dates des expériences montrent que chez l'*Evonymus japonicus* l'action de la pression sur l'assimilation ne subit aucune variation saisonnière. Il en est de même dans une certaine mesure pour le *Ruscus aculeatus*, et pour le *Ligustrum japonicum*.

Je vais indiquer plus rapidement les résultats obtenus avec le *Ruscus aculeatus*, et le *Ligustrum japonicum* en insistant seulement sur les expériences qui présentent un intérêt particulier.

II. Ruscus aculeatus.

1° *Expériences à 1/2 atmosphère :*

DATES	$\frac{B}{Ao}$	$\frac{B}{Aco^2}$	R_A	R^n
9 août 1900	0,63	0,67	1,05	0,99
9 janvier 1901	0,76	0,67	0,94	1,06

Digitized by Google

2° *Expériences à 1/3 d'atmosphère.*

10 janvier 1901.	0,73
30 janvier 1901.	0,83

3° *Expériences à 1/5 d'atmosphère.*

8 Janvier 1901.	2,23.	$R_A = 0,99$
30 Janvier 1901.	2,25.	$R_B = 0,95$

4° *Expérience à 1/6 d'atmosphère :*

11 Janvier : $\frac{B}{A_o} = 1,1$. 16 Janvier $\frac{B}{A} = 1,08$.

$\frac{B}{A_{CO^2}} = 1,08$.

Aux pressions très basses, la proportion de gaz carbonique a une influence plus grande qu'aux pressions plus élevées ; si cette proportion est considérable, l'assimilation diminue moins vite.

Ainsi, à $^1/_8$ d'atmosphère :

31 janvier 1901 : CO^2 initial 18,8.	$\frac{B}{A_o} = 1,23$	$R_B = 0,95$
	$\frac{B}{A_{CO_2}} = 1,29$	
1 février 1901 : CO^2 initial 10,44.	$\frac{B}{A_o} = 0,53$	$R_B = 1,06$
	$\frac{B}{A_{CO_2}} = 0,53$	
1/9 d'atmosphère : 14 Janvier 1901.	$\frac{B}{A} = 0,67$	
1/10 d'atmosphère : 13 Février 1901.	$\frac{B}{A} = 0,15$	

A $^1/_{10}$ d'atmosphère l'assimilation tend vers 0. On verra plus loin que la proportion moyenne de gaz carbonique optima pour l'assimilation est d'environ 10 °/₀.

Les courbes sont construites en supposant toujours cette condition réalisée, ainsi pour $^1/_8$ d'atmosphère, c'est $\frac{B}{A} = 0,53$ qu'il faut prendre. Le minimum est voisin de 0,67 et correspond à environ $^1/_2$ atmosphère ; le maximum est voisin de 2,24 et correspond à environ $^1/_8$ d'atmosphère.

Digitized by Google

III. Ligustrum japonicum.

Presque toutes les expériences portant sur le *Ligustrum japonicum* ont été faites à Fontainebleau, pendant l'été 1900. Les quotients résultants ont toujours été voisins de l'unité. Afin de ne pas trop allonger cet exposé, je me bornerai à donner les valeurs du rapport $\frac{B}{A}$, sans entrer dans le détail des expériences.

1/2 atmosphère :	$\frac{B}{A}$ O	: 0,76	0,81	0,85	0,67	
	CO^2	: 0,82	0,74	0,75	0,64	0,79
	Moyenne générale : 0,75					
3/4 d'atmosphère :	O	: 0,98	0.90			
	CO^2	: 0,97	0,92			
	Moyenne générale : 0,94					
2/3 d'atmosphère :	O	: 0,81				
	CO^2	: 0,81	0,87			
	Moyenne générale : 0,84					
1/3 d'atmosphère :	O	: 0,49	0,48	0,51		
	CO^2	: 0,52	0,41	0,49		
	Moyenne générale : 0,47					
1/4 d'atmosphère :	O	: 0,47	0,49	0,48		
	CO^2	: 0,47	0,49	0,48	0,42	

Il convient de s'arrêter sur les expériences faites à $^1/_5$ d'atmosphère ; la concordance des quotients résultants montre bien que la pression n'a pas d'influence sur la nature de l'assimilation.

Expériences à 1/5 d'atmosphère.

DATES 1900	DURÉE	Assimilation totale mesurée par CO^2 absorbé par le témoin	$\frac{B}{Ao}$	$\frac{B}{Aco^2}$	R_A	R_B
21 Août	30'	5,45	0,75	0,69	0,92	1.01
22 Août	40'	4,61	0,75	0,71	0,96	1
23 Août	40'	5,53	0,84	0,75	0,92	1,02
15 Oct.	30'	4,65		0,71		

Détermination du minimum.—Valeur moyenne entre $^1/_2$ et $^1/_4$.

O :	0,59	0,54	0,37	moyenne générale, 0,45.
CO^2 :	0,34	0,36	0,43	

Digitized by Google

1/8 d'atmosphère : O : 0,39. — température 30° (le quotient résultant du témoin s'écartait notablement de l'unité).
CO^2 : 0,55.

1/9 d'atmosphère : 0,24.

IV. *Expérience unique sur le* LIGUSTRUM VULGARE.

1/2 atmosphère. $\frac{B}{Ao} = 0,78$. $\frac{B}{Aco^2} = 0,8$. $R_A = 0,95$ $R_B = 0,93$

Les expériences exposées dans ce chapitre et dans le suivant ont été faites avec des feuilles de l'année. On verra plus loin que chez l'*Evonymus japonicus*, en particulier, les résultats sont très différents si l'on emploie des feuilles de l'année précédente.

Pour vérifier si les gaz contenus dans les méats de la feuille, ou dissous dans les liquides cellulaires modifient le résultat en se dégageant dans l'air raréfié, j'ai refait quelques-unes des expériences précédentes en employant un volume gazeux plus considérable. Le dispositif expérimental est le même en principe, seulement l'éprouvette extérieure, et le tube intérieur sont de beaucoup plus grandes dimensions. Dans la première série d'expériences, le volume gazeux employé variait de 5cc à 10cc dans les expériences complémentaires, j avais un volume de 28cc environ.

De nouvelles déterminations étaient inutiles pour la première partie de la courbe puisqu'on a vu qu'au voisinage d'une demi-atmosphère, le volume des gaz dégagés est absolument négligeable. J'ai employé de jeunes feuilles d'*Evonymus japonicus*.

Voici les résultats obtenus :

PRESSION	$\frac{B}{A}$
valeur moyenne entre $\frac{1}{8}$ et $\frac{1}{7}$	1,08
$\frac{1}{5}$	1,22
valeur moy. entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$ (posit. du minim.)	0,44

Les résultats moyens obtenus avec le petit appareil pour les mêmes valeurs de la pression sont :

Digitized by Google

PRESSION	$\frac{B}{A}$
valeur moyenne entre $\frac{1}{8}$ et $\frac{1}{7}$	1,06
$\frac{1}{5}$	1,35
valeur moyenne entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$	0,45

La concordance est bonne.

Il résulte de ces expériences que l'action des gaz dégagés est tout à fait insignifiante, car s'ils intervenaient d'une manière sensible, l'erreur relative serait beaucoup plus grande avec un faible volume et les résultats ne concorderaient pas.

On voit donc que les diverses considérations développées au Chapitre II, sont exactes, et l'emploi des petits tubes parfaitement légitime. Dans les expériences avec de faibles volumes gazeux, la pression effective ne correspondait pas rigoureusement à celle qui était lue au manomètre. Les différences étant au plus de quatre ou cinq centimètres de mercure, j'avais considéré qu'elles étaient négligeables. Dans l'appareil plus volumineux qui m'a servi pour les dernières expériences, j'ai pu établir l'égalité entre le niveau intérieur et le niveau extérieur du mercure ; la concordance des résultats montre que la légère différence constatée dans les premières expériences n'introduit pas d'erreur sensible.

(*A suivre*).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

PUBLIÉS

SUR LES MUSCINÉES

DEPUIS LE 1er JANVIER 1895 JUSQU'AU 1er JANVIER 1900 (*Suite*)

AUTRICHE

1° *Bohême.* — Une somme considérable de travaux a été publiée sur la bryologie de cette région. Je n'analyserai ici que les principaux et je mettrai en première ligne deux ouvrages importants. Le premier est de M. WEIDMANN et a pour titre : *Prodromus der Böhmischer Laubmoose* (Prague, 1895, 349 pp. et 38 pl.) mais je n'ai pu le consulter. Le second est de M. VELENOVSKY (1), professeur à l'université tchèque Charles-Ferdinand de Prague. Dans cet ouvrage, après une préface de portée énérale, l'auteur passe à des considérations morphologiques et biologiques sur les Mousses, et sur leur importance dans la nature, enfin, il étudie les principales divisions biogéographiques de la Bohême. Le corps même de l'ouvrage ou portion systématique contient les diagnoses des espèces et leurs localités. A la fin se trouvent un aperçu bibliographique et quelques autres renseignements. Ce sera un document utile aux byologues tchèques, car il est le résultat de longues excursions à travers la Bohême, faites à toutes les époques de l'année et l'auteur a beaucoup étudié par lui-même. M. Velenovsky n'est pas un multiplicateur d'espèces, mais plutôt un condensateur, ce qui ne l'a pas empêché de créer quelques types nouveaux dont voici les principaux : *Didymodon rubellus*, var. *confertus* v. n., *D. spadiceus*, var. *siluricus*, v. n., *Trichostormum crispulum*, var. *majus* et var. *sudeticum*, var. n. *Barbula fallax*, var. *gracilenta*, v. n , *Schistidium confertum*, var. *siluricum*, v.n. *Orthotrichum cupulatum*. var. *calcareum*. v. n., *Bryum elegans*, var. *fragilis*, v. n., *Poytrichum formosum*, var. *glaucescens*, v. n., *Thuidium delicatulum* var. *parvulum*, v. n., *Homalothecium sericeum*, var. *parvulum*, v. n., *Eurhynchium rusciforme*, var. *orbiculare*, v. n., *Plagiothecium silvaticum*, var. *orthocarpum*, v. n.

Mentionnons encore deux notes du même auteur en langue tchèque(2).

(1) J. Velenovsky : *Die Böhmischen Laubmoose* (Mitheil. der Böhmischen Kaiser Franz-Josefs Akademie für Wissensschaft, Litteratur und Kunst in Prag., 1897, 352 p.).

(2) Velenovsky : *Bryologicke prispevky z. Cech zarock* 1897-1898, (Rozpravy Ceske Akademie Cisare Frantiska Josefa provedy 1898, 19 pp.) et (Ibid. 1899, 61 pp.)

Digitized by Google

M. Podpera (1) a fait deux petites études sur la bryologie de la Bohême : dans la première qui a trait à la portion occidentale de ce pays, sont mentionnées des types nouveaux : *Hymenostomum microstomum* Hedw. var. *brachycapum* Hüb., *Dicranella varia*. Hedw. var. *bohemica* Podp., *Isothecium najurum* Brid. var. *densum* Pod., et *Hypnum protensum* Brid.

Dans la seconde note, l'auteur a réuni les observations qu'il a faites dans différentes parties de la Bohême. Il fait précéder l'énumération systématique des espèces d'une courte description des environs de Krumau, d'autant plus intéressante qu'il est reconnu que cette région, placée sur le calcaire silurien, héberge une flore bryologique particulièrement riche. Les espèces nouvelles pour la Bohême sont : *Andreæa frigida* Hüb. (le type de l'espèce et non la variété *Sudetica* Limpr.) *Cynodontium virens* en fruits, enfin *Anomodon rostratus*, qui n'était connu que dans les Alpes.

Citons aussi quelques variétés nouvelles créées par l'auteur : *Andreæa petrophila*, var. *minutula*, *Dicranodontium longirostre*, var. *pseudocampylopus*, *Didymodon rigidulus*, var. *major*, *Tortula muralis*, var. *albida*.

M. Schott (2) a étudié la région du Böhmerwald; les plus remarquables découvertes citées dans ce travail sont : *Mnium hymenophylloïdes*, près Neuern, et *Sphagnum Mülleri* Schmp.

M. von Cypers (3) a dirigé ses recherches sur la région du Riesengebirge. Son travail énumère 181 Mousses; à citer comme nouveau le *S. acutifolium* Ehrh. var. *rubelliforme*.

M. Bauer (4) a donné aussi un certain nombre de notes dont je ne ferai que citer les titres, n'ayant pu les consulter.

(1) Podpera : *Prispevki ku Bryologii cech Vychodnich*, (Vestnik kral Ceske spolecnosti Nank 1893, 18 pp.). — Bryologische Beiträge aus Sudböhmen (Litz. der konigl. Böhm. Gesellschaft der Wissensch., 1899.).

(2) A. Schott : *Beiträge zur Flora des Böhmerwaldes, II, Laub und Lebermoose* (Deutsche bot. Monatschrift, 1897, Heft V).

(3) V. von Cypers : *Beiträge zur Kryptogamenflora des Riesengebirges und seiner Vorlagen* (Verhandl. der Kk. zool.-bot. Gesellschaft in Wien, 1897, p. 183-194).

(4) E. Bauer : *Beiträge zur Moosflora West-Böhmens und Erz-Gebirges* (Œster. bot. Zeitschrift, 1895, n° 10, p. 374-397). — Bauer et Schiffner : *Ueber die Moosflora des Milleschauer* (Sitzungber. des deutsch. naturwiss.-medicinish Ver. « Lotos », 1896, p. 225). — E. Bauer : *Bryologische-floristiche Beiträge aus Böhmen* (Deutsche bot. Monatschrift, 1897, p. 40-45).— *Bryologischer Vorbericht aus dem Erzgebirge* (Deutsche bot Monatschrift, 1897, p. 315-316). — *Bryologische Notiz aus Central-Böhmen* (Allg. bot. Zeitschrift, 1897, p. 50-51). — *Neue und interessante Moose der Böhmischen-Flora* (Allg. bot. Zeitschrift fur Systematik... 1898, p. 95-96). — *Notiz zur Moosflora des Erzgebirges* (Deutsch. bot. Monatschrift, 1898, p. 183-185). — *Ein bryologischer Ausflug auf den Georgsberg bei Raudnitz* (Deutsche bot. Monatschrift, 1899, p. 1-40). — Polytrichum juniperinum Willd. *var. nov.* Resinkii (Allg. bot. Zeitschrift, 1899, p. 22-23).

Digitized by Google

M. C. Warnstorf (1) a décrit une nouvelle espèce de *Hypnum* provenant du Riesengebirge, le *H. Bohemium*.

M. Schiffner (2) s'est beaucoup occupé de la Bryologie de la Bohême. Voici le résumé de ses intéressantes notes. Dans un travail sur le Nord de la Bohême et les Montagnes des Géants, il cite surtout les Mousses récoltées par lui et quelques-uns de ses amis, ainsi que les espèces recueillies dans cette contrée par les anciens botanistes : Opiz, Tempski, J. Kalbik. Plusieurs variétés nouvelles sont créées : *Sphagnum contortum* Schulz. var. *natans*, *Dicranella heteromalla*, var. *circinata* *Barbula gracilis*, var. *propagulifera*.

Sont nouveaux pour la Bohême : *Dicranum Sendtneri* Limpr., *Orthotrichum pallens* Bruch., var. *saxicolum* Burch., *Fontinalis antipyretica* L. var. *gigantea* Sull., *Pseudoleskea atrovirens*, var. *brachyclados*, *Isothecium myurum*, var. *vermiculare* Mol. et var. *scabridum* Limp., *Brachythecium glareosom*, var. *rugulosum* Limp., *Brach. salebrosum*, var. *densum* Br. eur., *Hypnum eugyrium* Schimp.

Dans une note sur la Bohême centrale, M. Schiffner (3) énumère 209 espèces ou variétés dont 22 sont nouvelles pour la région.

Plus tard (4) l'auteur complète ses observations sur les Mousses intéressantes du Centre et du Nord de la Bohême par une liste de 106 espèces et quelques variétés inédites qu'il décrit : *Pottia intermedia*, var. *gymnogyna*, *Barbula cylindrica* var. *rubella*, *Tortula subulata* var. *compacta*, *Orthotrichumanomalum*, var. *octostriatum*, *Physcomitrium piriforme* var. *cucullatum*, *Brachythecium campestre* var. *brevisetum*, *Amblystegium irriguum* var. *Beauerianum*.

Enfin l'auteur (5) ayant visité, en 1896, le Sud de la Bohême et en particulier les environs de Hohenfurth, nous communique le résultat de ses recherches, après avoir exactement décrit la nature oro-hydrographique du sol.

Les espèces nouvelles pour la Bohême sont : *Dicranella humilis* Ruthe, *Dicranum tuncicolum* (de Not) Schiffner, *Grimmia dicipiens* (Schulze) Lindb., *Thuidium dubiosum* Warnts., *Brachythecium sericeum* Warnst., *Plagiothecium cavifolium* Schliep., *P. pseudosilvaticum*, Warnst. Quelques variétés nouvelles sont aussi décrites : *Junger-*

(1) C. Warnstorf : *Miscellin aus der europäischen Moosflora* (Allg. bot. Zeitschrift für Systematik... Beihefte p. 28-43.)

(2) V. Schiffner : *Neue Beiträge zur Bryologie Nord-böhmens und der Riesengebirges* (Sitz. des deutsch. naturwiss.-medecin. Ver. für Böhmen « Lotos », 1896, 268-293).

(3) Schiffner : *Bryologische Mitheilungen aus Mittel-Böhmen II. Laubmoose*, (Œsterr. Bot. Zeitschrift, 1896, p. 438-443 et 1897, p. 207-211).

(4) V. Schiffner : *Interessante und neue Moose der Böhmischen-Flora*, (Œsterr. Bot. Zeitschrift, 1898, p. 386-394.)

(5) J.-V. Schiffner : *Resultäte der bryologischer Durchforschung des südlichsten Theiles von Böhmen* (Gegend um Hohenfurth) (« Lotos », 1895, n° 5.)

Digitized by Google

maannia quinquedenta var. *propagulifera*, *Dicranum longifolium* var. *bulbiferum*, *Didymodon rigidulus* var. *propaguliferum*, *Orthotrichum rupestre* var. *altovadiense*, *O. Sturmi* var. *Bauerianum*, *Eucalypta contorta* var. *adpressa*, *Webera elongata* var. *pseudolongicolla*, *W. intermedia* var. *gemmiclada*, *Bryum pallescens* var. *synoicum* *Isothecium myurum* var. *longicuspis*, *Plagiothecium silvaticum* var. *fontanum*.

Citons encore du même auteur (1) la description d'une espèce nouvelle : le *Tortula Velenovskyi*.

M. Matouschek (2) a donné aussi dans quelques notes ses découvertes les plus intéressantes en Bohême. Sont nouveaux pour la région : *Hypnum virescens* Boul., *H. Molluscum* forma *elongata*, *Fimbriaria pilosa* Tayl. *Eurhynchium strigosum* var. *imbricatum* Br. eur., etc.

Enfin M. Röll (3) nous donne une énumération de ses récoltes faites en Bohême et en Autriche, en diverses localités. Les variétés nouvelles que l'auteur décrit sont : *Blindia acuta* var. *stenocarpa*, *Grimmia Hartmanni* var. *crispa*, *Philonotis fontana* var. *atrata*, *Eurhynchium striatulum* var. *myurum*, *Sphagnum Russowi* var. *pusiltum*, avec formes *virescens*, *fusco-virescens* et *versicolor*.

Istrie. — M. Kern (4) décrit un nouveau *Grimmia*, le *G. Limprichtii*, trouvé en 1896, sur les rochers calcaires des monts Dolomitiques au-dessus du défilé du Rolle. A citer aussi une liste de 47 Mousses des terrains calcaires de l'Istrie, presque toutes méditerranéennes, recueillies par le même auteur (5).

Tyrol. — M. Jack (6) a donné une étude intéressante des Hépatiques du Tyrol, dont il énumère 104 espèces ou variétés.

Ajoutons une note de M. Trautmann : *Beiträge zur Laubmoosflora von Tyrol* (Œsterr. bot. Zeitschrift, XLVI, p. 139-140).

Vorarlberg. — Quelques localités de cette région sont citées dans le précédent travail. Mais M. Loitlesberger (7) avait publié auparavant pour cette province une liste raisonnée de 110 espèces.

(1) V. Schiffner : Tortula Velenovskii, *eine neue Art der Gattung Tortula, aus Böhmen* (Nova acta Acad. cœs. Leop. Carol. nat. cur., LVIII, p. 477-488).

(2) Fr. Matouschek : *Bryologische-Floristiche Beiträge aus Böhmen* (Lotos, 1895, p. 36-91). Œsterr. bot. Zeitschrift, 1897, p. 86-92). (Deutsche Bot. Monatsschrift, 1897, p. 202-206). (Lotos, 1897, n° 4). — *Zwei neue Moose des Böhmischen Flora* (Œsterr. Bot. Zeitschrift, 1897, p. 211-213.

(3) J. Röll : *Beiträge zur Laubmoose und Torfmoose-Flora von Œsterreich* (Verhandl. der KK. Zool.-Bot. Gesellsch. in Wien, 1897.)

(4) F. Kern : Grimmia Limprichtii *sp. n.* (Rev. Bryologique. 1897, p. 56).

(5) F. Kern : *Contribution à la flore bryologique de la Péninsule de l'Istrie* (Rev. Bryol., 1896, p. 34).

(6) J.-B. Jack : *Lebermoose Tirols* (Verhandl. der KK. zool.-Bot. Gesellsch in Wien, 1898).

(7) K. Loitlesberger : *Vorarlbergische Lebermoose* (Verhandl. sur KK. Zool. Bot. Gesellsch. in Wien, 1896, p. 239-250).

Digitized by Google

Galicie. — M. Geheeb (1) cite quelques Mousses intéressantes, recueillies en 1884 par J. Krupa, en Galicie. Sont nouvelles pour cette province : *Physcomitrium acuminatum*, *Funaria microstoma*, *Anomobryum concinnatum*, *Brachythecium mildeanum*, *Plagiothecium Mullerianum*, *Hypnum nemorosum*.

Transylvanie. — Un intéressant travail sur la bryologie d'une partie de ce pays peu connu est dû à M. Loitlesberger (2). Les localités explorées montrent des forêts de Hêtres jusqu'à 1400 m., contenant peu de Muscinées. Les forêts de Conifères qui viennent au-dessus n'ont que peu d'espèces arboricoles et sont pauvres en espèces des forêts humides. Tandis que dans d'autres parties de la Transylvanie. *Lophocolea bidentata*, *Bazzania trilobata*, *Jungermannia incisa*, *J. obtusifolia*, *J. crenulata*, etc., sont communs, ils sont rares dans la région parcourue par l'auteur. D'autres espèces comme *Aplozia sphærocarpa*, *Nardia scalaris*, *Marsupella Funkii*, croissent sur les pentes méridionales, mais seulement au-dessus de la limite supérieure des forêts. Soixante-quinze espèces rapportées par l'auteur doivent être considérées comme nouvelles pour les Alpes de la Transylvanie.

Suisse

Une note générale concernant certaines localités de la Suisse a été publiée par M. Röll (3). Elle fait suite au travail du même auteur publié en 1882, dans le *Flora* (*Beiträge zur Laubmoosflora Deutschlands und der Schweiz*) C'est un complément aux recherches de Schimper. Pfeffer. Holler, Philibert. etc. De nombreuses Mousses alpines d'une grande rareté ont été recueillies. Citons seulement : *Gymnostomum calcareum* à Thusis. *Ceratodon Græffi* Schliep., *Anomobryum sericeum* à Zermatt. (Cette plante n'avait été trouvée en Suisse que par M. Amann), *Bryum archangelicum* Br. eur. (nouveau pour la Suisse), *B. Culmanni* Limp. retrouvé à la Gemmi où Culmann l'avait découvert, et aussi dans le Flühalpe, près de Zermatt, *Orthotrichum nudum* Dicks. var. *Robertianum* Veut. à la Gemmi, puis *Brachythecium reflexum* Br. et Schmp. var. *subglaciale* Limpr. et *Eurhynchium diversifolium* Br. eur., nouveau pour la Suisse. Le *Polytrichum Ohioense* Ren. et Card. déjà découvert par l'auteur en diverses localités de l'Europe, a été rencontré dans le Goschener Thal.

L'auteur s'étend aussi beaucoup sur les Sphaignes dont il décrit

(1) A. Geheeb : *Bryologische Fragmente IV.* (Allg. Bot. Zeitschrift für System... Beihefte, 1899, p. 20-28).

(2) R. Loitlesberger : *Verzeichniss der gelegentlich einer Reize im Jahre 1897 in den Rumanischen Karpathen gesammelten Kryptogamen I. Hepaticæ* (Verhandl. des KK. naturhist. Hof. Museum in Wien, 1898, Hft. 2-3.

(3) J. Röll : *Beiträge zur Laubmoose und Torfmoosflora der Schweiz.* (Hedwigia, 1897, p. 320-330).

Digitized by Google

plusieurs variétés nouvelles : *Sph. Schimperi* var. *gracile* et var. *capitatum*, *S. platyphyllum* Sull. var. *obesum*, etc.

M. Culmann (1) a publié deux notes dans lesquelles il cite un assez grand nombre de localités nouvelles pour la Suisse. Sont nouveaux pour cette région : *Leptotrichum vaginans*, *Ulota intermedia*, *Plagiothecium curvifolium*, *Amblystegium hygrophilum*.

Région du Jura. — Plusieurs notes sont à citer pour cette région. M. Amann (2) a publié une étude sur la distribution géographique des espèces les plus intéressantes du Jura (région inférieure, 400 à 700 m. région montagneuse, 700 à 1.300 m. et tourbières).

M. Barbey (3) s'est occupé de la question du *Bryum Haistii* Schimp. Cette espèce paraît être très rare, et avoir été observée jusqu'ici seulement à Chaux, près Sainte-Croix. M. Meylan a, sur la demande de M. Barbey, fait des recherches en cette localité, et y a trouvé un *Bryum* qui correspond à la description de Schimper, mais qui est stérile, de sorte que la solution du problème n'est pas encore trouvée.

M. Meylan (4) donne d'abord une liste d'une centaine d'espèces du Jura avec des localités nouvelles, puis une seconde liste avec plusieurs espèces nouvelles pour la chaîne du Jura : *Desmatodon systilius*, *Barbula obtusifolia*, *Ulota Drummondii*, *Funaria microstoma*, *Webera elongata*, *Bryum inclinatum*, *B. cuspidatum*, *Mnium lycopodioides*, *Hypnum reptile*, *Dicranum strictum*.

M. Guinet (5) a publié une petite liste d'une vingtaine d'espèces pour les environs de Genève.

Zurich. — M. Culmann (6) a complété le catalogue que M. Keller avait dressé pour la localité de Winterthür et qui contenait 150 espèces. Ce supplément y ajoute 90 espèces nouvelles Dans un deuxième supplément, le même auteur ajoute une quarantaine d'espèces non précédemment citées.

M. Philibert (7) décrit un *Grimmia longidens*, sp. n. récolté par M. Culmann, aux environs de Zurich, et qui appartient au groupe des *Schistidium*.

(1) P. Culmann : *Localités nouvelles pour la flore bryologique Suisse.* (Bull. de l'Herb. Boissier, 1898, p. 425, et 1899, p. 133-136).

(2) J. Amann : *Etude de la flore bryologique du Haut-Jura moyen.* (Bull. de la Soc. bot. Suisse, 1886, 53 p.).

(3) W. Barbey : Bryum Haistii Schimp. (Bull. de l'Herb. Boissier, 1897, p. 833-834.

(4) C. Meylan : *Nouvelles stations bryologiques pour la chaîne du Jura et note sur la dispersion de certaines espèces alpines et subalpines.* (Bull. de l'Herb. Boissier, 1898, p. 841-845). — *Contribution à la flore bryologique du Jura* (Ibid., 1893, p. 602).

(5) A. Guinet : *Récoltes bryologiques aux environs de Genève* (Revue bryologique, 1896, p. 91.

(6) P. Culmann : *Supplément au Catalogue des Mousses de Winterthür* (Suisse). Revue Bryologique, 1895, p. 88). — *Deuxième supplément...* (Ibid., 1897, p. 36).

(7) H. Philibert : Grimmia longidens, *sp. n.* (Revue bryol. 1898, p. 78.

Digitized by Google

Saint-Gall et Appenzell. — M. Culmann (1) a publié aussi une liste une liste de 35 espèces rares pour ces deux cantons, et une espèce nouvelle, le *Grimmia gymnostoma*, voisin du *G. tergestina*, trouvée par lui dans le canton d'Appenzell.

Schwyz. — Une note de M. Philibert (2) annonce la récolte du *Bryum helveticum* au Rigi.

Berne. — M. Herzog (3) a donné une liste de 75 espèces de Mousses recueillies dans la portion élevée et presque entièrement calcaire de ce canton.

Valais. — M. Philibert (4) donne la description d'une espèce nouvelle, recueillie au Grand St-Bernard, à 2470 m., le *Webera rubella*.

MM. Réchin et Camus (5) ont donné des listes très complètes des Muscinées recueillies dans le Valais (300 espèces), lors de la session extraordinaire de la Société botanique de France, en Suisse, en 1894. Ce n'est malheureusement qu'une liste sèche de plantes.

Grisons. — D'une excursion dans la Haute-Engadine, M. Amann (6) a rapporté une cinquantaine d'espèces parmi lesquelles : *Orthotrichum fastigiatum* var. *microstomum* et *Dicranum latifolium* étaient inédits.

Je citerai aussi un travail de M. von Gugelberg, dont je ne connais que le titre : *Beitrag. zur Kenntniss der Lebermoosflora des Cantons Graubünden* (Jahrb. des Naturforsch. Gesellschaft Graubündens, XXXVIII, p. 17.

Tessin. — De ce canton, M. P. Conti (7) nous donne une liste de 75 espèces intéressantes, recueillies en 1893-1894, revues par M. Amann.

En 1895, MM. Kindberg et Röll (8) ont passé un mois environ dans le Tessin et le Canton d'Uri et M. Röll a poussé jusqu'en Italie, dans la province de Come. Des recherches de ces deux botanistes, il est résulté bien des découvertes. Je ne citerai que les espèces ou les formes inédites : *Fissidens adiantoides*, ssp. *subtaxifolius* Kindb., *Trichos-*

(1) P. Culmann : *Nachtrag zur Laubmoosflora der Kanton Saint-Gallen und Appenzell* (Jahrber. der St-Gall. naturw. Ges. 1894-1895). — Grimmia gymnostoma *n. sp.* (Rev. bryol. 1886, p. 188).

(2) H. Philibert : Le Bryum helveticum *récolté au Rigi.* (Rev. bryol. 1893, p. 82).

(3) Th. Herzog : *Einige bryologische Notizen aus dem Waadtlander und Berner-Alpen.* (Bull. de l'Herb. Boissier, 1899, p. 489-492.

(4) H. Philibert : Webera rubella (Rev. bryol., 1896, p. 85.

(5) Réchin et F. Camus : *Rapport sur les Muscinées récoltées pendant la session extraordinaire en Valais.* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1894, CCXVII.)

(6) J. Amann : *Une excursion bryologique dans la Haute-Engadine.* (Bull. de l'Herb. Boissier, 1896, p. 697).

(7) P. Conti : *Notes bryologiques sur le Tessin.* (Revue bryologiq., 1895, p 25).

(8) C. Kindberg et J. Röll : *Excursions bryologiques faites en Suisse et en Italie, l'an 1893* (Bull. del la Soc. bot. Italiana, 1895).

Digitized by Google

tmum tophaceum var. *lætum* Kindb., *Barbula helvetica* Kindb., *Bryum speirophyllum* Kindb. (*B. capillare* var. *flaccidum* Schmp ?), *Eurynchium ticinense* Kindb. (*E. Teesdalei* var. *ticinense* Kindb). Le canton du Tessin a maintenant une flore bryologique qui s'élève à environ 450 espèces.

Uri. — M. Röll (1) y a découvert aux environs de Gœschenen *Hypnum subplumiferum* Kindb., sp. n. et *Rhacomitrium patens* ssp. *subsimplex* Kindb., n. ssp.

(1) C. Kindberg et J. Röll. (Ibid).

(*A suivre*). L. Géneau de Lamarlière.

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE PHYSIOLOGIE ET DE CHIMIE

VÉGÉTALES

PARUS DE 1893 à 1900 (*Suite*)

Enfin dernières questions concernant les diastases, les plantes contiennent-elles un ferment pepsique ? Gorup-Besanez l'avait affirmé, mais d'autres l'avaient nié.

Neumeister (1) a repris la question et a observé que les graines non germées ne renferment jamais de ferment pepsique. Mais il n'en est plus de même quand elles se développent; elles contiennent alors une pepsine qui, comme chez les animaux ne peptonise les albuminoïdes qu'en milieu acide (Courge, Pavot, Betterave, Maïs et peut-être Blé). Toutefois, les graines de Lupin, de Vesce, d'Avoine, n'en contiennent pas; mais, non germées, elles renferment de la peptone qui est alors matière de réserve. Enfin le Pois et le Seigle non germés ne présentent ni peptone, ni ferment pepsique; l'auteur en conclut qu'ici, les propriétés du protoplasma doivent suffire à la peptonisation.

Par contre, on sait que les feuilles vertes sont riches en *amylase*, mais la quantité de cette substance varie beaucoup suivant l'heure de l'extraction. Cette variation est-elle due à la lumière? En opérant sur la diastase du malt, Green (2) a trouvé que la lumière solaire ou électrique jouit d'un pouvoir destructeur très marqué. Ce sont surtout les rayons violets qui agissent dans ce cas. Précisément les matières colorantes de l'enveloppe du grain d'orge agissent comme écran préservateur. L'action nuisible de la lumière se continue quand la cause a cessé; on est donc, là encore, en présence d'un de ces phénomènes d'induction si communs en physiologie. Dans la feuille vivante, la diastase est protégée certainement par les albuminoïdes, probablement aussi par la chlorophylle.

Matières colorantes. — Les *matières colorantes* qui entrent dans la constitution des *chloroleucites* ont fait l'objet d'un certain nombre de recherches physico-chimiques.

(1) Zeitsch. f. Biol. XXX. 446. 1894.

(2) Ann. of. Botaux 8 (1894) n° 31, p. 370. Philosop. Trans. Série B. CLXXXVIII. 167. 1897.

Digitized by Google

On sait que ARMAND GAUTIER était arrivé, à la suite d'un grand nombre d'analyses, à l'idée qu'il y a au moins trois groupes de matières vertes, l'un pour les Dicotylédones, l'autre pour les Monocotylédones et le troisième pour les Cryptogames.

Avant lui, Angström, en 1854, par ses recherches spectroscopiques, et Horstmar, en 1855, au point de vue chimique, avaient été conduits à admettre que la chlorophylle des Algues est différente de celle des Phanérogames; Hérapath, en 1869, émettait même l'opinion que chaque plante doit posséder une chlorophylle spéciale.

ÉTARD (1) est allé plus loin dans cette voie : c'est ainsi que de la Luzerne il a pu isoler quatre chlorophylles distinctes, dont deux ont été caractérisées par lui au double point de vue spectroscopique et chimique, la *médicagophylle* α et la *médicagophylle* β, qui ont pour formules $C^{28}H^{45}AzO^{4}$ et $C^{42}H^{63}AzO^{14}$. Récemment il a obtenu d'une Fougère commune, l'*Aspidium filix-fœmina*, trois espèces d'*aspidiophylles* dont les formules respectives sont $C^{208}H^{347}O^{32}Az$, $C^{240}H^{320}O^{31}Az^{5}$ et $C^{21}H^{346}O^{48}Az^{20}$.

L'auteur opère sur des poids considérables de feuilles sèches, dix kilogrammes environ, afin de pouvoir effectuer toutes les séparations nécessaires. Grâce à sa méthode il pense qu'on pourra augmenter indéfiniment le nombre des chlorophylles et avoir un jour, sur ces matières placées à l'origine de la vie, une plus haute idée d'ensemble.

La spectométrie lui a servi à confirmer les résultats de l'analyse. En effet, les espèces chimiques chlorophylliennes donnent des bandes d'absorption dont les axes ont des positions différentes et que l'on peut déterminer avec précision à la condition d'opérer avec une solution d'épaisseur donnée et de concentration définie, le dissolvant étant toujours le même. Etard a établi les moyens de fixer rigoureusement la position des bandes en employant des solutions de plus en plus étendues; les bandes se rétrécissent puis disparaissent; la position des raies à l'extinction marque la place des axes. On constate également de cette façon que la bande principale située dans le rouge orangé n'est pas simple; elle se résout en trois bandes étroites avec des solutions à $\frac{1}{50,000}$, de sorte que le nombre des bandes d'absorption est en réalité de neuf au lieu de sept.

En ce qui concerne les recherches analytiques, l'auteur pense que le sulfure de carbone ne dissout que des chlorophylles se rapprochant par leur composition des corps gras et pauvres en oxygène et en azote; les filaments tordus ou aiguilles vertes, longtemps connus sous le nom de chlorophyllane, seraient constitués par un substratum d'espèces chimiques variées teint par des millièmes de chlorophylle. Quant à l'alcool il enlève à son tour des chlorophylles plus oxygénées et plus

(1) Étard : *Les Chlorophylles*. (Ann. de Chimie et de Phys. 7me série, t. XIII, 1898, p. 1.). — *Chlorophylles et chlorophylles des Fougères*. (Ann. de l'Institut Pasteur, t. XIII, 1899, p. 456.) et C.R. CXIX, 289; CXX, 328, CXXIV, 1351.

Digitized by Google

azotées dont tout un groupe a des propriétés qui dépendent de l'espèce botanique et même des variétés, des lieux d'origine et des stades de croissance.

Etard fait observer en outre et avec juste raison que cette question des chlorophylles n'est pas simple. Par la spectrométrie, dit-il, elle est d'ordre physique; par la composition centésimale et les propriétés solutives, elle est chimique; par la vie elle est biologique; et il n'est pas possible, en ces matières, de ne s'occuper que d'une seule chose.

Mais, si des résultats positifs ont été obtenus aux deux premiers points de vue, il n'en est plus de même au troisième.

Ici nous sommes à peu près en pleine hypothèse.

Selon Étard, « il s'agit pour la plante de faire les synthèses prescrites par son hérédité. Chaque molécule chlorophyllienne particulière a son mode de sélection des radiations. Les bandes, sortes de tourbillons opto-chimiques, mettent en contact l'énergie avec la matière. Par les bandes et aussi par les propriétés découlant de leur structure chimique, les chlorophylles construisent des molécules spéciales, les abandonnent par une sorte de desquamation, les versent dans le milieu cellulaire et, comme dans tout acte de vie, recommencent leur cycle.

Les actions de la synthèse végétale conduisant à des corps gras insolubles dans l'eau et à des matériaux éminemment solubles, les sucres, une seule chlorophylle ne saurait suffire à ces travaux. Certaines chlorophylles, solubles dans le pentane, seraient par leur dédoublement dans les cellules, les instruments de la production chimique des essences et des huiles. D'autres, insolubles dans les carbures, déjà miscibles à l'eau et très riches en oxygène, tendraient en se dédoublant, à produire les hydrates de carbone, les tannins et les extraits.

La *pluralité des chlorophylles* aurait donc ainsi sa signification physiologique. Mais cette pluralité a-t-elle une influence sur la décomposition de l'acide carbonique? Y a-t-il sous ce rapport des matières vertes inactives; et celles qui agissent communiquent-elles toutes au protoplasma des chloroleucites la même énergie? A l'heure actuelle, comme nous le verrons plus loin au sujet des échanges gazeux, on ne peut répondre catégoriquement à cette question si importante.

Guillemare (1) a isolé l'*acide phyllocyanique* de Frémy en traitant les Épinards par la lessive de soude; il sature ensuite par l'acide carbonique la solution obtenue puis décompose par l'acide chlorhydrique; le précipité est filtré, lavé, redissous dans les carbonates alcalins plusieurs fois de suite.

Tswett (2) se pose la question de savoir si la chlorophylle et la xanthophylle (carotine) sont associées directement molécule à molécule aux agrégats protoplasmiques du chloroleucite ou si elles sont à l'état

(1) Guillemare. C. R. CXXVI. 426.

(2) Tswett : *Sur la constitution de la matière colorante des feuilles. La chloroglobine*. C. R. CXXIX. 607.

Digitized by Google

de solution dans une matière huileuse ou cireuse ou encore si elles font partie intégrante de certaines molécules albuminoïdes protoplasmiques.

L'auteur attaque les cellules vertes par une solution alcaline de résorcine; les chloroleucites se gonflent, s'agrègent, se décolorent, se dissolvent ainsi que le protoplasma et il reste de petits globules de matière verte qui confluent en gouttelettes sphériques d'apparence oléagineuse. La matière colorante ainsi isolée est la *chloroglobine*; elle est soluble en présence de la résorcine, mais un lavage énergique à l'eau la fait coaguler.

On peut alors étudier microchimiquement cette substance. Elle paraît être un complexe où se rencontrent la chlorophylle et la carotine faiblement unies à un radical de nature protéique, comme par exemple l'hématine l'est à la matière albuminoïde de l'hémoglobine. « La chloroglobine participe de la constitution physique des matières albuminoïdes. Comme elles, susceptible d'imbibition par les solutions aqueuses; comme elles, jouissant d'un pouvoir de condensation qui, sans doute, s'exerce aussi sur les gaz, la chloroglobine réalise l'adduction la plus rapide des matériaux premiers de la synthèse organique et leur contact le plus intime avec les groupes d'atomes récepteurs et transformateurs de l'énergie lumineuse. »

Sorby (1) qui s'est beaucoup occupé de *chromatologie végétale* distingue la chlorophylle bleue, la chlorophylle jaune, la chlorophylle orange, la xanthophylle, la xanthophylle jaune, la lichnoxanthine. Toutes ces substances sont solubles dans le sulfure de carbone. A côté d'elles, solubles dans l'eau, sont les chrysophylles et les érythrophylles qui peuvent être absentes dans beaucoup de cas.

Molisch (2) a montré que les pigments supplémentaires des Algues connus sous le nom de *phycoérythrine* et de *phycocyanine* peuvent être isolés et considérés comme des matières albuminoïdes cristallisables.

La *carotine* découverte dans les feuilles par Arnaud, en 1885, a fait aussi l'objet de quelques recherches; malheureusement son rôle physiologique est encore tout-à-fait inconnu. On sait que cette matière colorante accompagne toujours la chlorophylle et qu'elle est d'autant plus abondante qu'il y a plus de matière verte. C'est un carbure très facilement oxydable et dont la formule est $C^{26}H^{38}$. Elle se dissout sans la chlorophylle dans le pétrole léger au-dessous de 100 degrés; elle reste inaltérée dans les feuilles séchées dans le vide; elle se dissout rapidement dans le sulfure de carbone avec une couleur très intense rouge sang.

On ignore encore si la xanthophylle, l'étioline qui est peut-être identique à cette dernière, font partie du même groupe chimique que la

(1) Sorby. Proc. Roy. Soc. *21*; 442. *15*; 443.
(2) Molisch. Bot. Zeit. 1894, p. 181. — Id. 1895, p. 131.

Digitized by Google

carotine. Les principes jaunes des feuilles sont, selon MOLISCH (1) susceptibles de cristalliser dans des solutions alcooliques de soude.

La carotine des feuilles, pas plus que la chlorophylle d'ailleurs, ne peut se former à l'obscurité. Toutefois on connaît depuis longtemps un certain nombre de ces cas indiscutables de verdissement à l'obscurité.

A ces cas il convient d'ajouter celui du *Nostoc punctiforme* découvert récemment par BOUILHAC (2). Cette Algue se colore en vert à l'obscurité si l'on met à sa disposition un hydrate de carbone, le glucose par exemple.

Enfin RADAIS (3) a observé un fait analogue en opérant sur le *Chlorella vulgaris*.

(1) Molisch. Ber. d. dent. Bot. Gesell. 1896, p. 18.
(2) Bouilhac. C. R. 31 mai 1898.
(3) Radais

(*A suivre*). ED. GRIFFON.

425 — Lille imp. Le Bigot frères. Le Gérant: Th. Clerquin

Digitized by Google

L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE

AUX PRESSIONS INFÉRIEURES

A LA PRESSION ATMOSPHÉRIQUE

par M. Jean FRIEDEL *(Fin)*

CHAPITRE IV

INFLUENCE DE LA PRESSION RELATIVE DU GAZ CARBONIQUE ET DE LA PRESSION TOTALE DIMINUÉES CHACUNE ISOLÉMENT

L'orsqu'on raréfie un mélange gazeux on change à la fois la pression totale du mélange et la pression de chacun des gaz. Les chiffres du chapitre précédent représentent la résultante de cette action complexe. Il convient, maintenant, de chercher à en séparer les divers éléments.

L'influence de la teneur en gaz carbonique a été étudiée par M. Godlewski, et par M. Kreusler. Les résultats obtenus par ces deux expérimentateurs sont très concordants : lorsqu'on augmente la teneur en gaz carbonique d'une atmosphère artificielle, l'assimilation augmente jusqu'à ce qu'on ait atteint une proportion optima.

Si l'on force la dose, l'assimilation diminue ; en général la diminution est beaucoup moins rapide que l'ascension observée précédemment. Ces auteurs ont trouvé que pour la plupart des plantes, l'optimum est voisin d'une proportion moyenne de 10 °/₀ de CO^2, mais sa valeur exacte change dans une assez large mesure avec les conditions extérieures, et en particulier avec l'éclairement.

J'ai fait un nombre assez considérable d'expériences sur l'*Evonymus japonicus*, le *Ruscus aculeatus*. Si l'on porte en ordonnées l'intensité de l'assimilation mesurée par la quantité de gaz carbonique absorbé, en abscisse la teneur initiale en gaz carbonique on obtient

Digitized by Google

une courbe à allure très irrégulière. Si au contraire, comme l'a fait M. Godlewski (1), on rapporte les résultats obtenus à la moyenne, entre la teneur initiale et la teneur finale, en gaz carbonique, la courbe devient régulière (fig. 57). En effet, la proportion de gaz carbonique varie à chaque instant pendant la durée de l'expérience, en lui attribuant sa valeur moyenne on commet une erreur moins considérable, que si on la suppose égale à sa valeur initiale. L'erreur devient très petite si l'assimilation n'est pas très considérable, si elle varie par exemple de 1 à 3 pour cent, ce qui est

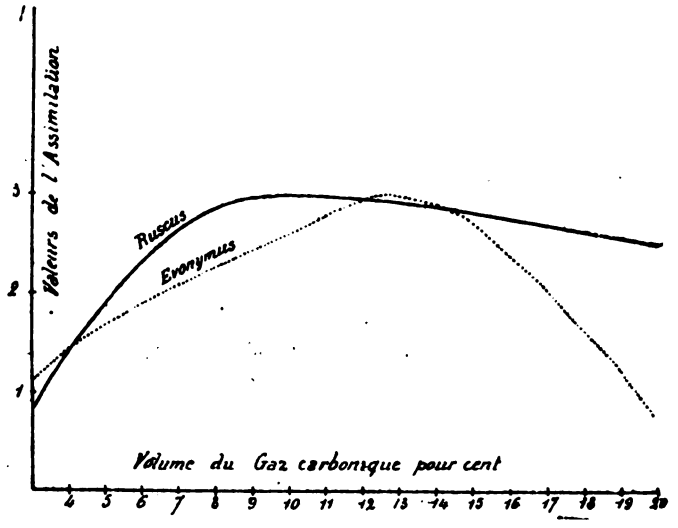


Fig. 57. — Courbe de l'action de la teneur en gaz carbonique sur l'assimilation.

très suffisant pour faire des déterminations précises. La régularité de la courbe montre qu'il est légitime de procéder ainsi.

L'étude de l'influence du gaz carbonique n'intervenant ici que pour permettre d'isoler l'action de la pression totale, je me bornerai à indiquer les résultats numériques sans entrer dans le détail des expériences, en rappelant que les feuilles d'*Evonymus* employées ont toujours été des feuilles de l'année.

(1) Godlewski : *loc. cit.* Arbeit d. Bot. Inst. in Würzburg, 1873. Bd. 1, p. 343.

Digitized by Google

Evonymus japonicus.

PROPORTION INITIALE DE CO^2	PROPORTION MOYENNE DE CO^2	VALEURS RELATIVES DE L'ASSIMILATION
19,44	18,73	1,59
17,53	15,05	2,86
14,9	13,5	2,8
optimum 16,09	12,76	3,04
13,15	10,55	2,79
11,62	9,42	2,52
12	9,12	2,34
7,45	6,46	1,97
5,44	4,16	1,2
3,74	3,11	1,01
3,36	2,6	0,9
1,68	1,43	0,23

J'ai trouvé pour l'*Evonymus japonicus* une portion moyenne optima de gaz carbonique voisine de 12,76. Ce chiffre est un peu plus fort que ceux que M. Godlewski a obtenus en opérant sur d'autres végétaux (de 8 à 10 °/₀). Cette différence tient en partie à ce que l'optimum n'est pas le même pour toutes plantes (pour le *Ruscus aculeatus,* j'ai trouvé 10 °/₀), en partie à ce que l'éclairement et les autres conditions extérieures ont une certaine influence.

Ruscus aculeatus

	PROPORTION MOYENNE DE CO_2	ASSIMILATION
	23	2,02
	13,89	2,41
Optimum. —	*10,04*	*2,55*
	6,97	2,11
	6,82	1,35 (?)
	6,52	1,72
	3,4	0,73

Pour étudier isolément l'action de la pression totale, il faut la faire varier en maintenant constante la pression relative du gaz carbonique. Par exemple, une feuille est placée dans de l'air contenant *n* pour 100 de gaz carbonique, à une pression d'une demi-atmosphère ; une autre feuille identique est maintenue à la pres-

Digitized by Google

sion atmosphérique dans une masse d'air contenant $\frac{n}{2}$ pour 100 de gaz carbonique. Dans le premier tube, la pression totale est le double de ce qu'elle est dans le second ; dans les deux, la pression relative initiale de gaz carbonique est la même : on réalise ainsi une modification de la pression totale sans changer la pression relative du gaz carbonique.

Il est vrai que l'assimilation n'étant pas la même dans les deux cas, comme on le verra plus loin, l'égalité des pressions du gaz carbonique ne subsiste pas intégralement, mais les différences sont négligeables vis-à-vis de la différence de pression totale.

Plusieurs expériences faites sur l'*Evonymus*, le *Ruscus* et le *Ligustrum*, ont montré qu'*une diminution de la pression totale seule favorise toujours l'assimilation*, pourvu que la valeur de n soit inférieure à l'optimum ou qu'elle en soit assez voisine. Dans les mêmes conditions, une diminution de pression du gaz carbonique diminue l'assimilation.

Appelons α le rapport de l'assimilation à $\frac{1}{2}$ atmosphère avec n pour 100 de gaz carbonique, et de l'assimilation à une atmosphère avec la même proportion de gaz carbonique.

Appelons β le rapport de l'assimilation avec $\frac{n}{2}$ pour 100 de gaz carbonique, et de l'assimilation avec n pour 100 de gaz carbonique, la pression étant, dans les deux cas, d'une atmosphère.

Appelons γ le rapport de l'assimilation à $\frac{1}{2}$ atmosphère avec n pour cent de gaz carbonique, et de l'assimilation à une atmosphère avec $\frac{n}{2}$ pour 100 de gaz carbonique.

Si l'action de la pression totale et celle de la teneur en gaz carbonique n'influent pas l'une sur l'autre, on peut dire :

Supposons que la diminution de la pression totale augmente l'assimilation dans le rapport :

$$\frac{x}{1} = \beta ;$$

Supposons que la diminution de la pression propre du gaz carbonique diminue l'assimilation dans le rapport :

Digitized by Google

$$\frac{1}{x'} = \gamma ;$$

Alors, il est évident que si l'on fait agir les deux causes à la fois, le rapport de l'assimilation effectuée à l'assimilation normale sera obtenu, en prenant d'abord

$\frac{x}{1}$ de l'assimilation normale, puis $\frac{1}{x'}$ de la même assimilation,

$$\text{d'où : } \alpha = \frac{x}{1} \frac{1}{x'} = \beta\gamma$$

C'est ce que montrent les chiffres suivants, obtenus dans des expériences faites sur l'*Evonymus* :

	CO^2 MOYEN	γ	β	$\gamma\beta$ CALCULÉ
14 Novembre 1900	5,29	1,37	0,45	0,72
	2,27			
2 Janvier 1901	8,27	1,9	0,43	0,82
	4,40			
16 Novembre 1900	14,45	1,11	0,69	0,76
	6,6			
» (exp. inverse)	15,17	1,18	0,69	0,81
	7,31			
20 Décembre 1900	14,08	1,53	0,45 (?)	0,69
	5,92			

Or la détermination directe de α donne en moyenne $\alpha = 0.75$. La moyenne de $\beta\gamma$ (obtenu par le calcul) est 0,76. On voit que les deux nombres sont sensiblement égaux, ce qui vérifie l'égalité précédente.

$$\alpha = \beta\gamma$$

Ruscus aculeatus

A une lumière vive, pour une teneur moyenne en gaz carbonique variant de 10 °/₀ à 6 °/₀, on a :

$$\gamma = 1,23$$

Or pour n voisin de 10 on a :

$$\beta = 0,54. \qquad \beta\gamma = 0,67.$$

ce qui cadre avec la détermination directe $\alpha = 0,67$.

Pour une lumière faible, les rapports β et γ n'ont pas les

Digitized by Google

mêmes valeurs qu'à une lumière intense, mais leur produit est toujours sensiblement égal à α.

Lumière faible : 15 janvier :

TENEUR INITIALE EN CO^2

$n = 10,3.$ 1/2 atmosph. n

$\frac{n}{2} = 5,15.$ 1 atmosph. $\frac{n}{2}$ $\gamma = 1,4.$

Lumière faible : 24 janvier :

TENEUR INITIALE EN CO^2

$n = 11,66.$ 1 atmosph. n

$\frac{n}{2} = 5,83.$ 1 atmosph. $\frac{n}{2}$ $\beta = 0,45.$

$\beta\ \gamma$ calculé $= 0,63$. La détermination directe donne en moyenne $\alpha = 0,67$, donc sensiblement $\alpha = \beta\ \gamma$.

Ligustrum japonicum.

Quelques expériences faites en octobre 1900 ont donné comme valeur du rapport β, correspondant à une diminution de moitié de la pression relative du gaz carbonique, des chiffres voisins de 0,4 (la meilleure expérience a donné 0,43).

Le 10 Juin 1901, j'ai fait une expérience unique pour déterminer le rapport γ correspondant à une diminution de la pression totale seule.

$\gamma = 1.68.$ Soit $\beta = 0,43$ (CALCULÉ) $\beta\gamma = 0,72$

Or, pour le *Ligustrum*, la détermination directe donne en moyenne $\alpha = 0,75$.

La loi semble générale, les divergences constatées s'expliquent, sans doute, par des différences dans les conditions de l'expérience. Toutes les expériences indiquées jusqu'ici pour séparer l'action de la pression totale de l'action de la pression relative du gaz carbonique ont été faites à 1/2 atmosphère. Pour voir si la loi s'applique aux autres pressions, j'ai fait une expérience sur le *Ruscus* à 1/4 d'atmosphère.

18 Février 1901.

n à 1/4 d'atmosphère $n = 15,88$

$\frac{n}{4}$ à 1 atmosphère $\frac{n}{4} = 3,97$

$\gamma = 2,54$

Digitized by Google

Une expérience du 16 janvier donne pour la valeur du rapport β correspondant à une réduction au quart de la teneur en gaz carbonique.

$$\beta = 0{,}3 \qquad \overset{\text{(CALCULÉ)}}{\beta\,\gamma = 0{,}76.}$$

Je n'ai pas fait pour le *Ruscus* de détermination directe d'α à $^1/_4$ d'atmosphère, mais le point tombe assez exactement sur la courbe, ce qui donne, dans une certaine mesure, une vérification par interpollation.

Ce résultat permettant d'étendre à d'autres pressions la loi établie pour une demi-atmosphère, on peut déduire par le calcul

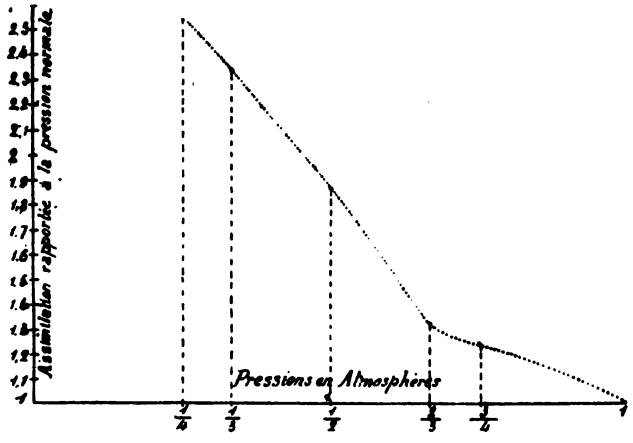


Fig. 58. — Courbe de l'action de la pression totale seule sur l'assimilation.

l'influence de la pression totale seule aux diverses pressions en prenant comme données les chiffres représentant le phénomène total tel qu'il résulte d'une simple raréfaction, et ceux qui mesurent l'action de la pression relative du gaz carbonique seule.

On aurait ainsi la courbe de l'action de la pression totale seule (fig. 58).

Voici quelques chiffres approximatifs calculés pour l'*Evonymus japonicus*, en supposant la teneur moyenne en gaz carbonique correspondant à l'optimum.

Digitized by Google

	PRESSIONS	γ
n = 12,76.	1	1
	3/4	1,23
	2/3	1,3
	1/2	1,85
	1/4	2,54, etc...

Ainsi, lorsque la teneur moyenne en gaz carbonique ne s'éloigne pas trop de l'optimum, une diminution de la pression totale seule favorise toujours l'assimilation.

J'ai refait l'expérience, en prenant deux paires de feuilles dans des conditions aussi comparables que possible, et en les exposant en même temps à la lumière : une paire en faisant varier la pression totale seule, l'autre en faisant varier la pression du gaz carbonique.

Les résultats ont présenté une concordance suffisante, comme le montrent les chiffres suivants :

30 Novembre 1901, durée 3 h. 1/2. La température a varié de 7° à 10°.

Variation de la pression du gaz carbonique seul

GAZ INITIAL	ASSIMILATION	
n CO^2 : 13,72	— CO^2 : 8,81	$\beta = 0,51$
$\frac{n}{2}$ CO^2 : 6,86	— CO^2 : 4,45	

Variation de la pression totale seule

GAZ INITIAL	ASSIMILATION	
CO^2 : 13,72 $\frac{1}{2}$ n	— CO^2 : 4,52	$\gamma = 1,44$
CO^2 : 6,86 1 $\frac{n}{2}$	— CO^2 : 6,53	
		$\beta\gamma = 0,72$

2 Décembre 1901, durée 5 h. 1/2.

gaz initial : n 14

$\frac{n}{2}$ 7 ASSIMILATION

n — CO^2 : 10,53

Pression du gaz carbonique seul : $\frac{n}{2}$ — CO^2 : 5,12 $\beta = 0,49$

Digitized by Google

Pression totale seule : $\frac{1}{2}$ n — CO^2 : 6,86 $\gamma = 1,41$

$1\frac{n}{2}$ — CO^2 : 4,86

$\beta\gamma = 0,69$. La valeur moyenne est de 0,705.

La valeur moyenne de α étant de 0,75, la concordance est bonne.

CHAPITRE V

INFLUENCE DES VARIATIONS RELATIVES DU VOLUME ET DE PRESSION

Lorsqu'on raréfie de l'air enrichi de gaz carbonique, on fait encore varier d'autres facteurs que ceux qui ont été considérés précédemment. Le volume devient double lorsque la pression diminue de moitié. Je me suis demandé si cette variation de volume n'avait pas quelque influence sur l'assimilation.

J'ai employé le dispositif dont je me suis servi habituellement pour les expériences dans l'air raréfié, seulement, dans le tube témoin maintenu à la pression normale, j'ai mis une masse de gaz double de celle qui a été portée à la pression d'une demi-atmosphère. Les résultats fournis par l'analyse ont été ensuite ramenés à une même masse de gaz pour être comparables.

Des expériences faites sur le *Ruscus* et l'*Evonymus* ont toujours donné une assimilation plus faible que lorsque j'opérais avec des masses égales et des volumes inégaux.

L'expérience inverse, faite en laissant la pression normale et en changeant la masse de gaz, a montré que l'assimilation était plus considérable dans le volume le plus grand.

Si le volume est double de celui du témoin, en prenant le rapport correspondant, et en faisant le produit des résultats des deux expériences inverses, on retrouve sensiblement le chiffre correspondant à une simple raréfaction comme les chiffres suivants le montrent :

Digitized by Google

Ruscus aculeatus

21 Février 1901. — Durée 1 h. 35. — Température 5°.

GAZ INITIAL		ASSIMILATION
Az 68,56		
O 17,83	A : 1 atmosphère V	— CO^2 : 2,25
CO^2 13,65	B : $\frac{1}{2}$ » $\frac{V}{2}$	— CO^2 : 2,45

Ramenons à la même masse de gaz, en divisant par 2, l'assimilation correspondant à B.

$$\frac{B}{A} \quad \frac{\frac{2,45}{2}}{2,25} = 1,23 \qquad \frac{B}{A} = 0,55$$

22 Février 1901. CO^2 initial : 6,4 $\frac{B}{A} = 0,59$.

Ces rapports sont notablement plus faibles que lorsque les masses gazeuses sont les mêmes, et que la pression et le volume varient en même temps. On trouve alors : $\frac{B}{A} = \alpha = 0,67$.

En faisant l'expérience inverse : pressions égales et volumes différents, j'ai trouvé pour :

	ASSIMILATION
A' — 1 atm. V	— CO^2 : 5,42
B' — 1 » $\frac{V}{2}$	— CO^2 : 8,46

(en ramenant au même volume $\frac{8,46}{2} = 4,23$)

$$\frac{B'}{A'} = 1,28$$

Or $1,28 \times 0,55 = 0,7$.

La concordance est bonne.

Evonymus japonicus

Des expériences faites sur l'*Evonymus japonicus* ont donné des résultat semblables :

Voici d'abord plusieurs chiffres obtenus à pression constante, et volume variable :

Pression normale : $\frac{B}{A} \quad \frac{V}{\frac{V}{2}}$

Digitized by Google

DATES	CO^2 INITIAUX	RAPPORTS $\frac{B}{A}$
14 Novembre 1901	13,87	1,41
19 » »	10,64	1,27
5 Décembre »	15,62	1,17

Ainsi, l'assimilation est toujours plus considérable dans un plus grand volume d'air.

Le 23 décembre 1901, les deux expériences inverses l'une de l'autre ont été faites en même temps dans des conditions de comparabilité aussi exactes que possible.

Durée 5 h. 50. La température s'est élevée de 1 à 5°.

Les feuilles d'*Evonymus* employées étaient très jeunes et présentaient une teinte vert clair.

A. — 1 atmosphère V
B. — $\frac{1}{2}$ » $\frac{V}{2}$ pression variable, volume constant.
C. — 1 atmosphère V
D. — 1 » $\frac{V}{2}$ pression constante, volume variable.

GAZ INITIAL	ASSIMILATION	
Az 70,57	B + O : 7,76	R = 1,08
O 17,71	$-CO^2$: 7,15	
CO^2 11,72	A + O : 5,83	R = 0,94
	$-CO^2$: 6,19	

$\frac{B}{A_o} = 0,61$

$\frac{B}{A_{co^2}} = 0,57$

(En ramenant au même volume :)
+ O : 3,88
$-CO^2$: 3,57

ASSIMILATION

C. $-CO^2$: 2,78
D. $-CO^2$: 4,46

(En ramenant au même volume)
$2,78 \times 2 = 5,56$

$\frac{C}{D} = 1,24$ $\frac{B}{A} \cdot \frac{C}{D} = 0,7$

La concordance est manifeste. En rapprochant ce fait de la relation identique obtenue en séparant l'action de la pression totale

Digitized by Google

seule de celle du gaz carbonique seul, on arrive à la conclusion suivante :

Le résultat est le même si l'on modifie ensemble ou séparément les différents facteurs qui varient lorsqu'on raréfie le gaz dans lequel une feuille assimile.

CHAPITRE VI

INFLUENCE DE L'AGE DES FEUILLES
EXPÉRIENCES FAITES SUR L'*EVONYMUS JAPONICUS* ET LE *COTONEASTER PYRACANTHA*

Les résultats exposés dans les chapitres précédents ont tous été obtenus avec des feuilles de l'année. Des feuilles d'*Evonymus* de l'an passé se comportent d'une manière très différente.

10 Décembre 1901 — A. — 1

B. — $\frac{1}{2}$ $\frac{B}{A} = 2{,}01$

11 Décembre 1901. — Durée 2 h. 5, soleil très intense, température 4°.

A. — 1

B. — $\frac{1}{2}$ A. — Az 67,6
O, 19,01 + O : 1,76
CO^2,13,38 — CO^2 : 1,85 R = 0,94

GAZ INITIAL
Az 67,5
O 17,25
CO^2 15,24

B. — Az 67,53
O, 20,85 + O : 3,6
CO^2,11,61 — CO^2 : 3.43 R = 1

$\frac{B}{A_o} = 2{,}04$ $\frac{B}{Aco^2} = 1{,}88$

Remarquons que ces feuilles ont donné une assimilation notable

Digitized by Google

avec des quotients résultants normaux, ce qui montre qu'elles sont en bon état.

De jeunes feuilles d'un vert clair, mises en expérience dans la même saison ont donné, au contraire, des résultats qui concordent parfaitement avec ceux qui ont été exposés au Chapitre III, comme le montre l'expérience suivante :

16 Décembre 1901. — CO^2 initial 14,73

$$\begin{array}{l} A. — 1 \\ B. — \frac{1}{2} \end{array} \quad \frac{B}{A} = 0,88$$

Cette différence entre les feuilles jeunes et les feuilles vieilles tient à une inégale sensibilité vis-à vis de l'influence du gaz carbonique. J'ai fait, à ce sujet, plusieurs expériences, en employant simultanément une paire de feuilles jeunes et une paire de feuilles vieilles :

$$\text{Pression normale,} \begin{array}{l} A \quad n \\ B \quad \frac{n}{2} \end{array}$$

17 Décembre 1901. — CO^2 initial 15 ; vieilles feuilles $\frac{B}{A} = 0,89$

jeunes feuilles $\frac{B}{A} = 0,75$

20 Décembre 1901. — CO^2 initial 13,8 ; vieilles feuilles $\frac{B}{A} = 1$

jeunes feuilles $\frac{B}{A} = 0,72$

Donc, l'influence du gaz carbonique est très atténuée chez les feuilles de l'année précédente. Il est très difficile de préciser le moment où a eu lieu cette transformation progressive. D'une manière générale, les feuilles de l'année présentent toujours une assimilation nettement maxima au voisinage de 10 °/₀ de gaz carbonique. Il en est ainsi pour de très jeunes feuilles d'un vert tendre, et pour les feuilles de l'année qui ont déjà atteint leur couleur foncée définitive. Les feuilles de l'année, quelles qu'elles soient, présentent avec une grande constance les phénomènes exposés dans les chapitres III et IV. Chez les feuilles de l'an passé, une diminution de la pression totale continue à favoriser l'assimi-

Digitized by Google

lation, mais l'influence du gaz carbonique s'atténue à tel point qu'elle ne se manifeste plus dans les conditions où j'ai opéré.

Ce résultat est, peut-être, encore plus frappant chez le *Cotoneaster Pyracantha*, arbuste couvert de baies rouges qui lui ont valu son nom vulgaire de Buisson ardent. Chez ce végétal, les jeunes feuilles ont une couleur vert clair qui disparaît bientôt pour faire place à un vert noirâtre très foncé. Ce changement de coloration semble être très précoce, en tout cas, il est manifeste chez des feuilles de l'année.

L'action de la pression sur l'assimilation suit chez les jeunes feuilles une loi à peu près identique à celle qui a été établie pour le *Ligustrum*, l'*Evonymus*, le *Ruscus*. Au changement de coloration correspond, à peu près, un changement profond dans le phénomène. L'influence de la pression relative du gaz carbonique s'atténue, comme chez les feuilles de Fusain de l'an passé. Il ne semble pourtant pas qu'il y ait une concordance rigoureuse, entre la date des deux modifications. Les feuilles vert clair les plus âgées marquent déjà une atténuation manifeste de l'action du gaz carbonique, le changement semble progressif.

Voici par exemple, le résultat de l'une des expériences faites avec des feuilles d'un vert clair :

15 Juin 1901. — A. — 1 Durée 1 h., température 19°

B — $\frac{1}{2}$ CO^2 initial 11,51.

$\frac{B}{A_{CO^2}} = 0,65$ $\frac{B}{A_o} = 0,62$

Des feuilles vert foncé présentent au contraire une augmentation manifeste de l'assimilation à $\frac{1}{2}$ atmosphère, comme les chiffres suivants permettent de s'en rendre compte :

A. 1	24 Octobre 1900 : CO^2 initial	10,93	1,46
B $\frac{1}{2}$	(expérience inversée)		1,48
	31 Juillet 1901 :	16,46	1,61

Les feuilles vert clair les plus âgées suivent déjà la même loi comme le montre l'expérience suivante :

Digitized by Google

7 Août 1901 : CO^2 initial 11,76 A — 1

B — $\frac{1}{2}$

$\frac{B}{A_O} = 1,38$ $\frac{B}{A_{CO^2}} = 1,32$

L'action de la pression totale sur l'assimilation reste constante chez le *Cotoneaster Pyracantha*, quel que soit l'âge des feuilles.

Avec des feuilles d'un vert foncé j'ai refait plusieurs fois l'expérience exposée au Chapitre IV, pour le *Ruscus*, l'*Evonymus* et le *Ligustrum* (séparation de l'action de la pression totale et de celle du gaz carbonique). En employant les mêmes notations que dans ce chapitre, on a les résultats suivants :

$\gamma = 1,47$ $\beta = 0,95$ $\beta\gamma = 1,4$

La valeur de α déterminée directement étant de 1,46, la concordance est bonne. Ce résultat m'a amené à penser que l'influence du gaz carbonique sur l'assimilation était très faible chez les feuilles foncées de *Cotoneaster Pyracantha*.

Le tableau suivant montre qu'il en est bien ainsi :

CO^2 INITIAL	ASSIMILATION
13,55	1,006
9,08	1,013
6,76	1,
3,4	1,005

Pour les jeunes feuilles au contraire, l'influence du gaz carbonique est très sensible.

Voici une expérience dans laquelle la teneur en gaz carbonique dépassait de beaucoup l'optimum.

2 Août 1901. — Jeunes feuilles, vert clair A. — 1 / B. — $\frac{1}{2}$ durée 1 h. 10.

GAZ INITIAL			
Az. 66,38	A. — Az. 66,49		
O 17,14	O 19,29 +	O : 2,15	R = 0,96
CO^2 16,47	CO^2 14,21 —	CO^2 : 2,26	
	B. — Az. 66,61		
	O 22,14 +	O : 5	R = 0,95
	CO^2 11,24 —	CO^2 : 5,23	

Digitized by Google

$$\frac{B}{Ao} = 2{,}31 \qquad \frac{B}{A\,CO^2} = 2{,}32$$

Dans des conditions analogues, une expérience sur l'action de la pression du gaz carbonique seul, a donné :

	CO^2 INITIAL	CO^2 INITIAL	ASSIMILATION
n	17,13	15,49	— CO^2 : 5,03
$\frac{n}{2}$	8,56	4,79	— CO^2 : 7,82

$\beta = 1{,}55$. L'expérience précédente donne directement :

$$\alpha = 2{,}32$$

On peut calculer γ à l'aide de la relation :

$$\beta\gamma = \alpha \text{ d'où : } \gamma = \frac{\alpha}{\beta} \quad \gamma = 1{,}49$$

Ce nombre est exactement le même que celui qui a été déterminé directement pour les feuilles plus âgées, il est assez intéressant de l'avoir retrouvé dans cette expérience faite dans des conditions si particulières, avec une proportion moyenne de gaz carbonique très supérieure à la proportion optima.

Les résultats qui précèdent mettent en évidence chez deux plantes à feuilles persistantes un changement profond dans l'action de la pression sur l'assimilation, en corrélation avec l'âge des feuilles. *L'action de la pression totale seule reste la même, l'action de la pression relative du gaz carbonique s'atténue au point de devenir insensible dans les conditions où les expériences ont été faites.*

CHAPITRE VII

ACTION DE LA PRESSION RELATIVE DE L'OXYGÈNE

M. Kreusler a montré que la proportion de gaz carbonique n'avait pas d'influence sensible sur la respiration. J'ai cherché à voir si la teneur en oxygène avait quelque action sur l'assimilation. J'ai comparé l'assimilation accomplie par des feuilles identiques

Digitized by Google

dans de l'air contenant la même proportion de gaz carbonique et des proportions différentes d'oxygène. Les expériences ont porté sur le *Ruscus aculeatus*, et l'*Evonymus japonicus*.

Ruscus aculeatus : 13 mai 1901, durée 1 h. 25, température 25°.

GAZ INITIAUX	ASSIMILATION	
1. — Az 75,51	1. — + O : 2,32	R = 1
O 18,98	— CO^2 : 2,32	
CO^2 5,51		
2. — Az 38,27	2. — + O : 2,36	R = 0,99
O 56,08	— CO^2 : 2,37	
CO^2 5,64		

17 Mai 1901, durée 1 h. 30, température 18°. CO^2 initial : 7,2.

	ASSIMILATION
O initial : 1. — 18,5	1. — — CO^2 : 3,05
2. — 48,7	2. — — CO^2 : 2,93

La teneur en oxygène n'a pas d'influence sensible sur l'assimilation.

Avec l'*Evonymus japonicus*, j'ai fait de nombreuses expériences sur des feuilles d'âges très différents. Voici les résultats de quelques-unes d'entre elles :

Evonymus japonicus

20 Mai 1901. — Durée 2 h., température 25°

GAZ INITIAUX	ASSIMILATION
1. — O : 17,4	1. — — CO^2 : 3,32
CO^2 : 9,03	
2. — O : 49,7	2. — — CO^2 : 3,27
CO^2 : 9,16	

31 Décembre 1901 (feuille de l'année, teinte vert foncé)

GAZ INITIAUX	ASSIMILATION
1. — O : 18,2	1. — + O : 10,67
CO^2 : 11,58	— CO^2 : 10,41
2. — O : 40	
CO^2 : 11,62	2. — — CO^2 : 10,69

2 Janvier 1902 (jeunes feuilles, teinte vert clair)

Digitized by Google

GAZ INITIAUX	ASSIMILATION
1. — O : 18,36	1. — — CO^2 : 4,34
CO^2 : 12,25	
2. — O : 43,49	2. — — CO^2 : 3,84
CO^2 : 11,63	

Dans les conditions où j'ai opéré, en faisant varier la teneur en oxygène, du simple au double, et presque au triple, on ne modifie pas sensiblement l'assimilation. On peut donc admettre que *la proportion d'oxygène n'a aucune influence directe sur l'assimilation.* Ceci ne veut pas dire qu'en aucune circonstance l'oxygène n'agisse indirectement sur le phénomène en question ; ainsi, des feuilles placées dans du gaz carbonique pur n'assimilent pas, mais, quand la feuille a de l'oxygène en quantité suffisante pour respirer, elle peut assimiler.

CHAPITRE VIII

ACTION DE LA PRESSION SUR L'ASSIMILATION CHEZ UNE PLANTE ENTIÈRE, *LEPIDIUM SATIVUM*, ET CHEZ DES FEUILLES CADUQUES, *ROBINIA PSEUDO-ACACIA*.

Tous les résultats indiqués jusqu'à présent ont été fournis par des expériences faites sur des feuilles détachées de la tige, provenant de végétaux toujours verts. Il convenait d'étudier aussi l'action de la pression sur les échanges gazeux d'une plante entière : le *Lepidium sativum* présente de grands avantages.

On fait germer des graines de *Lepidium sativum* ; on choisit un certain nombre de jeunes plantes aussi semblables que possible par la longueur de la tige et la surface des feuilles. Si l'on opère sur des lots de 4 ou 5 plantes chaque, on peut éliminer sensiblement les divergences individuelles. Les plantes sont introduites dans les tubes et mises en expérience de la manière qui a été indiquée pour

Digitized by Google

les feuilles. De nombreuses expériences ont donné des résultats très concordants ; j'ai employé plusieurs fois des lots de 14 ou 15 plantes ; il y a eu une bonne concordance.

Quelques expériences ont montré que la teneur optima en gaz carbonique était voisine de 10 °/o.

CO^2 MOYEN	ASSIMILATION
13,33	3,07
10,72	4,67
6,12	3,2

Lorsqu'on commence à raréfier l'air, on obtient une diminution de l'intensité de l'assimilation sans modification de la nature du phénomène.

A 1/4 d'atmosphère, l'assimilation devient si faible qu'elle est généralement masquée par la respiration. A 1/5, on constate une augmentation très sensible, seulement la loi des quotients n'est plus observée. Il y a, à peu près autant d'oxygène dégagé qu'à la pression normale, avec une quantité plus considérable de gaz carbonique absorbé.

Chez les jeunes plantes de *Lepidium*, la respiration est très intense, le plus souvent du même ordre de grandeur que l'assimilation ; on peut ainsi séparer facilement les deux phénomènes. Voici le tableau des résultats obtenus :

PRESSIONS	$\frac{B}{A}$ Phénomène résultant de l'assimilation et de la respiration	ASSIMILATION SÉPARÉE
1/2 atmosphère	0,68	O : 0,74 CO^2 : 0,71
1/3 »	0,55	O : 0,81 CO^2 : 0,75
1/4 »	(résultante sensiblement nulle)	0,54
1/5 »	O : 1 CO^2 : 3 en moyenne	

Ainsi, la loi générale de l'action de la pression est sensiblement la même que chez les feuilles séparées : lorsque la pression diminue, l'assimilation diminue jusqu'à un certain minimum, puis elle augmente. Seulement le phénomène est plus complexe ; à $^1/_5$ d'atmosphère on constate une modification profonde de la nature du

Digitized by Google

phénomène. Cette différence tient, peut-être, à l'importance relativement très grande de la respiration, et aux phénomènes de dissolution du gaz carbonique qui peuvent se produire dans les liquides de la tige.

Une série d'expériences faites sur des feuilles de *Robinia pseudo-Acacia* ont montré que ce végétal à feuilles caduques suit sensiblement la loi indiquée pour l'*Evonymus japonicus*, le *Ruscus aculeatus*, le *Ligustrum japonicum*.

Voici les résultats obtenus :

PRESSIONS ÉVALUÉES EN FRACTIONS D'ATMOSPHÈRE	RAPPORT ENTRE L'ASSIMILATION A LA PRESSION CONSIDÉRÉE ET A LA PRESSION NORMALE
1/2	0,70
1/3	0,41
1/5	0,60
1/8	0,26

Lorsque la pression diminue, l'assimilation diminue, elle passe par un minimum, puis elle augmente, et décroît en tendant vers 0. C'est bien la loi générale, précédemment indiquée.

J'ai vérifié en outre que pour les feuilles de *Robinia*, la teneur moyenne optima en gaz carbonique est voisine de 10 p. 100.

CONCLUSIONS

Cet ensemble de recherches permet de tirer quelques conclusions qui ont été indiquées dans le courant de l'exposé et que je vais résumer brièvement :

1. Une diminution de pression ne modifie pas, en général, la nature de l'assimilation.

2. Une diminution de pression a, au contraire, une action manifeste sur l'intensité du phénomène.

Chez l'*Evonymus japonicus*, le *Ruscus aculeatus*, le *Ligustrum japonicum*, lorsqu'on raréfie l'air, l'assimilation diminue, passe par un minimum, augmente, atteint un maximum et finit par

Digitized by Google

diminuer en devenant nulle au voisinage de $\frac{1}{10}$ d'atmosphère.

3. Ce phénomène qui suit une loi si complexe est la résultante de deux actions distinctes et opposées, l'action de la pression totale et l'action de la pression relative du gaz carbonique :

Une diminution de la pression du gaz carbonique seul affaiblit l'assimilation, pourvu que le gaz, sur lequel on opère au début, n'ait pas plus de 10 °/₀ de gaz carbonique.

Une diminution de la pression totale augmente l'assimilation. *Les deux actions sont indépendantes l'une de l'autre.*

4. La pression relative de l'oxygène n'a aucune influence sur l'assimilation.

5. Chez des arbustes à feuilles persistantes : l'*Evonymus japonicus*, et le *Cotoneaster Pyracantha*, l'influence de la pression totale seule reste constante, celle du gaz carbonique s'atténue avec l'âge.

6. Une augmentation de volume favorise l'assimilation si la pression reste la même. Si l'on fait varier successivement le volume et la pression, ou si on les modifie simultanément, le résultat est identique. *Les deux actions sont indépendantes l'une de l'autre.*

7. L'assimilation aux pressions inférieures à la normale chez une plante entière, le *Lepidium sativum*, et chez les feuilles d'un arbre à feuilles caduques, le *Robinia pseudo-Acacia*, suit sensiblement la même loi que chez les jeunes feuilles de *Ruscus aculeatus*, d'*Evonymus japonicus*, de *Ligustrum japonicum*.

Quelques réflexions sur les conclusions précédentes.

Après avoir résumé les conclusions de cet ensemble de recherches, on peut se demander si elles ne conduisent pas à quelque conception plus générale qui éclairerait peut-être, en quelque mesure, certains côtés du mécanisme intime de l'assimilation.

L'influence de la pression relative du gaz carbonique, déjà mise en évidence par divers travaux classiques se comprend d'elle-même. L'assimilation augmente en même temps que la richesse de l'atmosphère en gaz carbonique, mais ce gaz devient toxique lorsque la dose est trop forte ; aussi, une fois l'optimum atteint, l'assimilation tend à diminuer. On conçoit facilement que les jeunes feuilles soient

Digitized by Google

plus sensibles à l'action favorisante, puis nocive du gaz carbonique, ce qui permet de s'expliquer les résultats obtenus avec des feuilles persistantes d'âges différents.

L'augmentation de l'assimilation par une diminution de la pression totale, la pression du gaz carbonique restant la même, est un fait facile à constater, difficile à interpréter.

La diminution de pression n'exerce peut-être qu'indirectement son action favorisante, car elle s'accompagne d'une augmentation de volume, et il est possible que, dans un volume plus considérable, le renouvellement de l'air, au contact de la feuille, se fasse mieux.

Les expériences sur les variations de volumes montrent que l'assimilation est plus intense dans une masse d'air plus considérable, que ce soit à cause de l'augmentation de masse ou de l'augmentation de volume. Ceci conduit à penser que dans l'atmosphère naturelle, où il y a des quantités considérables de gaz carbonique à une très faible pression, les conditions sont, peut-être, moins éloignées qu'on ne pourrait le croire de celles que l'on a réalisées dans un petit tube contenant de l'air très riche en gaz carbonique.

La forme singulière de la courbe représentant l'action d'une raréfaction pure et simple du gaz est expliquée facilement par l'analyse du phénomène.

L'influence du gaz carbonique l'emporte d'abord sur celle de la pression totale qui semble très faible au début, la courbe résultante descend. Mais l'action de la pression totale augmente à mesure que la pression diminue ; elle devient prépondérante à un certain moment, la courbe se relève donc. Pourtant, si on continue à raréfier l'air, la pression relative du gaz carbonique finit par devenir trop faible pour que l'assimilation soit possible dans de l'air confiné, l'assimilation diminue et tend rapidement vers zéro.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Paris, et au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, dirigés par M. Gaston Bonnier, auquel j'adresse ici l'expression de ma vive et respectueuse gratitude.

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE PHYSIOLOGIE ET DE CHIMIE

VÉGÉTALES

PARUS DE 1893 a 1900 (*Suite*)

La substance colorante rouge ou *anthocyanine* qui est si abondante dans les variétés pourpres des plantes a été, elle aussi, l'objet de quelques recherches. Cette substance que l'on appelle encore *érythrophylle* (ne pas confondre avec l'érythrophylle de Bourgarel, laquelle n'est autre que la carotine d'Arnaud) se trouve dans le suc cellulaire; elle est bleue quand ce dernier est alcalin, violet quand il est neutre, rouge quand il est acide. C'est elle que l'on rencontre dans un grand nombre de fleurs bleues, violettes ou rouges ; mais dans ce cas le nom d'anthocyanine seul est employé.

Comme on le voit, la coloration des plantes supérieures à feuilles rouges est différente de celle des Algues. Chez les Floridées, par exemple, ce sont les chromoleucites qui renferment dans leur substance protoplasmique incolore un principe supplémentaire rose vif, soluble dans l'eau, insoluble dans l'alcool et l'éther, la *phycoérythrine*, qui masque plus ou moins complètement la chlorophylle, donnant ainsi à la plante sa couleur propre. Ce principe colorant aurait, selon Engelmann, un rôle assimilateur.

L'anthocyanine a été étudiée au point de vue physico-chimique par Berzélius, Macaire Princeps, Schübler et Funk, Marquart, Hope, Frémy et Cloez, Martens, Kraus, puis par Pick qui comme Hope admit l'existence dans le suc cellulaire des variétés pourpres d'un chromogène du groupe des tannins.

Pick montra en outre que l'anthocyanine absorbe dans la lumière blanche tous les rayons jaunes et une partie des verts, depuis la raie D ($\lambda = 0,59$) jusqu'à la raie *b* ($\lambda = 0,52$). Engelmann, avec sa méthode microspectroscopique a trouvé soit une bande d'absorption dans le jaune et le vert limitée par les longueurs d'onde $\lambda = 0,59$ et $\lambda = 0,50$ (*Lobélia*, *Cissus*) soit trois bandes dont la première très foncée entre $\lambda = 0,600$ et $\lambda = 0,575$, la seconde moins foncée entre $\lambda = 0,588$ et $\lambda = 0,533$ et la troisième très faible entre $\lambda = 0,520$ et $\lambda = 0,495$ (*Tradescantia zebrina*, *T. discolor*, *Erythrotes Beddomei*).

Il y a une dizaine d'années, Kny chercha à résoudre expérimentale-

Digitized by Google

ment la question du rôle de l'anthocyanine; cet auteur fut amené à conclure que la substance rouge favorise la migration de l'amidon grâce à la chaleur provenant des radiations qu'elle absorbe. Pick admettait aussi cette influence favorable mais il l'attribuait à l'absorption des rayons qui s'opposent à cette migration de l'amidon. L'opinion de Kny a été reprise récemment par STAHL (1) qui a pu étudier à Java de nombreux types de plantes à feuilles bariolées. Kny établit en outre que la matière rouge protège la chlorophylle contre une lumière trop intense. GREEN (2) pense lui aussi que l'anthocyanine favorise la migration de l'amylase mais il attribue le phénomène au rôle protecteur de la matière colorante vis-à-vis de l'amylase.

Enfin OVERTON (3) vient d'établir expérimentalement qu'on peut faire rougir les feuilles en leur faisant absorber un excès de glucose; cet excès se combinerait au tannin du suc cellulaire pour engendrer un glucoside qui ne serait autre que la substance rouge. Il pense alors que l'excès d'hydrates de carbone produits pendrant une insolation intense et prolongée, ne pouvant émigrer par suite du refroidissement nocturne au printemps ou en automne et accidentellement en été, donne naissance à l'anthocyanine en se combinant avec les tannins.

Nous verrons dans un autre chapitre (ÉCHANGES GAZEUX) ce qui a trait à l'assimilation des feuilles rouges.

Travaux divers. — CHAULIAGUET, HÉBERT, et HEIM (4) ont étudié les *principes actifs* contenus chez les Aroïdées. Ils ont pu isoler un glucoside présentant tous les caractères d'une saponine, un alcaloïde liquide qui communique aux Aroïdées leur âcreté et qui est très voisin de la conicine de la Ciguë, un alcaloïde volatil, mais ils n'ont pu mettre en évidence l'existence de l'acide cyanhydrique, pas plus à l'état libre qu'à l'état de combinaison.

A. HÉBERT (5) a étudié la *composition chimique des sèves* de différents végétaux : *Vitis vinifera*, *Musa paradisiaca*, etc. Il a trouvé des différences notables. Bien plus, les espèces d'un même genre ont des sèves qui diffèrent de la façon suivante : celle du *Musa Ensete* n'a pas de matières colorantes, pas d'acides gras susceptibles de donner des savons, mais par contre renferme du glucose que celle du *Musa paradisiaca* ne possède pas. A quoi cela tient-il ? Aux conditions climatériques, au mode de culture ou aux plantes elles-mêmes. L'expérience seule pourra nous fixer sur ce point.

(1) Stahl. *Ueber die bunte Laubblätter.* (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg. Vol. XIII, 2 p., 2 tabl., 137-216).

(2) Green. Philosophical Transactions. Série B. Vol. CLXXXVIII. 1897.

(3) Overton. Jahrbücher f. wiss. Bot. Band XXXIII. Heft 2. p. 171, 1899.

(4) C. R. CXXIV. 1368.

(5) Bull. Soc. Chim. 3me Série; t. 13, 927 et t. 17, 88.

Digitized by Google

Signalons en passant une étude sur la *composition chimique du Maïs* et de ses produits par WILEY (1).

GUIGNARD (2) a continué ses recherches microchimiques sur la *localisation* des principes actifs chez les végétaux. Autrefois il s'était occupé des Crucifères et familles voisines. Viennent maintenant les *Papayacées*. Chez le *Carica Papaya* on peut obtenir, en broyant les tissus une essence sulfo-azotée comparable à celle des Crucifères, essence qui, ici encore, ne préexiste pas dans les tissus intacts.

Les deux principes actifs, glucoside et ferment, sont moins bien représentés dans la tige que dans la racine; la tige est même très pauvre en glucoside; par contre la feuille est même très riche en ferment.

La papaïne, sorte de trypsine végétale, n'a rien de commun avec les principes précédents. En effet, les organes les plus pauvres en ferment actif sur le myronate de potassium sont très abondamment pourvus de latex; de plus ni le latex, ni la papaïne ne décomposent le glucoside. Le ferment qui intervient dans la production de l'essence n'existe donc pas dans les laticifères; il est situé dans certaines cellules parenchymateuses des organes.

Dans l'embryon on trouve aussi une petite quantité de ferment accompagnée de glucoside. Mais ce dernier composé existe toujours dans l'albumen qui, par contre, est privé de ferment. Cette localisation que l'on retrouve chez les Capparidées, est évidemment en rapport avec l'action digestive que l'embryon exerce sur l'albumen pendant la germination.

Citons en outre les recherches de GUÉRIN sur la localisation de l'anagyrine et de la cytisine, de LUTZ sur les principes actifs du Seneçon, sur les principes actifs fournissant l'acide cyanhydrique dans les Pomacées, de HENRY sur le tanin dans les bois, etc. (Voir la Revue d'Anatomie).

On se rappelle que selon Guignard, l'amygdaline et son ferment hydrolytique sont localisés dans des cellules différentes si bien que dans les conditions normales l'acide cyanhydrique, produit de dédoublement du glucoside, n'existe jamais à l'état libre.

Pourtant ce corps, que A. Gautier considère comme le noyau initial de la molécule albuminoïde, se rencontre à l'état libre dans la sève de quelques espèces tropicales, notamment dans le *Pangium edule*, une Bixinée étudiée sous ce rapport par TREUB (3). Ce corps se rencontre dans le liber, le péricycle et dans des cellules isolées appartenant à d'autres tissus ou à d'autres régions. Dans l'écorce et la moelle ces

(1) Bull. n° 50. Dép. Agr. Washington.

(2) CR. CXVIII. 545.

(3) Treub: *Sur la localisation, le transport et le rôle de l'acide cyanhydrique dans le* Pangium edule (Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg. Leyde, 1895).

Digitized by Google

cellules renferment une matière albuminoïde réfringente qui persiste même après la disparition de l'acide cyanhydrique; elles sont nombreuses dans les feuilles en voie de développement ou en état de vie active.

Le liber joue un rôle conducteur d'acide cyanhydrique; si l'on fait sur la plante des incisions annulaires, l'acide persiste bien au-dessus mais on ne le rencontre plus au-dessous des plaies.

D'autre part, les feuilles de *Pangium*, cultivées à l'obscurité perdent en quinze jours leur réserve d'acide cyanhydrique; mais cet acide réapparaît à la lumière.

Enfin l'influence des radiations solaires n'est pas indispensable à la formation d'acide cyanhydrique; néanmoins, pour que ce corps apparaisse dans les feuilles il faut des hydrates de carbone et des matières minérales azotées, probablement des nitrates qu'amène la sève ascendante.

Treub admet que, dans le *Pangium edule*, l'acide cyanhydrique est le premier produit reconnaissable, de l'assimilation de l'azote, cet acide résulterait d'une synthèse consécutive à l'assimilation du carbone au moyen de sucres réducteurs produits par cette fonction et de sels inorganiques, probablement de nitrates amenés par la sève ascendante.

Aimé Girard et Lindet (1) ont étudié la *composition des raisins* des principaux cépages de France. A la fin de leur travail les auteurs font observer que ces recherches soulèvent des questions plus intéressantes au point de vue physiologique qu'au point de vue technique: telle est la question des rapports entre le tannin et la matière résineuse qui l'accompagne dans les râfles et dans les peaux; telle est la question de l'influence exercée par ces deux produits sur les matières azotées solubles, dont la pulpe est le principal gisement; telle est la question du goût du cépage dont la localisation est dans les peaux; telle est enfin la question des acides volatils appartenant très probablement à la série grasse dont les pépins fournissent en certains cas jusqu'à 1 pour 100 de leur poids.

Signalons en outre les travaux analytiques de Aimé Girard Lindet, Fleurent, Balland sur la composition chimique des différentes graines alimentaires (voir Compte rendus de l'Académie des Sciences).

Pour terminer, une mention à la deuxième édition du Traité d'analyse des matières agricoles de Grandeau; cette édition, considérablement augmentée, rendra de grands services aux personnes qui s'occupent de Chimie végétale.

(1) 2 volumes. Paris; Berger-Levrault. 1897.

Digitized by Google

IV. L'Aliment.

Nous passerons en revue dans ce chapitre tout ce qui se rapporte à la nature de l'*aliment*, à son origine, à sa digestion, à son absorption, à sa circulation et à son utilisation. Nous laisserons de côté toutefois ce qui a trait au carbone aérien dont la fixation sera étudiée dans un chapitre spécial sur les Échanges gazeux.

Rôle du carbone et de l'azote organiques dans la végétation. — A part les plantes saprophytes et la grande majorité des parasites, à part certaines bactéries ou algues, on admettait que les végétaux devaient puiser leur *azote* dans le sol sous la forme nitrique ou ammoniacale, et leur carbone dans l'acide carbonique libre ou dissous.

Toutefois cette opinion qui date des recherches de Liebig et de Boussingault a paru à quelques-uns un peu trop absolue. Corenwinder, Sachs, puis Petermann, Dehérain (1), Bréal (2), ont été amenés à penser que, dans une certaine mesure, la matière organique peut concourir à l'alimentation des plantes sans être obligée pour cela de se minéraliser entièrement.

Aux résultats de grande culture, obtenus par Dehérain, Bréal a ajouté quelques essais directs intéressants. Parmi les essais, nous retiendrons le suivant : Deux jeunes Lupins blancs qui avaient germé dans l'eau furent enracinés dans du gravier; on introduisit dans la tige de l'un d'eux la pointe d'un petit tube contenant de l'humate de potasse; ce Lupin absorba environ 7 centimètres cubes de la dissolution; il se développa beaucoup plus que le témoin et le gain de matière sèche constaté atteignit 60 pour 100.

Laurent (3) a observé que des cultures de Maïs faites en milieux liquides stérilisés prospèrent dans une atmosphère dépourvue d'acide carbonique; au contraire des pieds témoins de la même plante végétant dans les mêmes conditions mais sans glucose n'accusent aucune augmentation de poids sec.

A l'obscurité et en présence de glucose, il y a encore accroissement du poids sec, mais le phénomène est moins marqué qu'à la lumière. Le Maïs peut utiliser non seulement les sucres réducteurs mais encore le saccharose, la dextrine, l'amidon, tous ces corps étant hydrolysés plus ou moins rapidement par les racines.

D'autre part des pieds de Mercuriale, de Haricot, de Seneçon, de Capucine, de Grand Soleil, développés dans l'eau distillée jusqu'à complet épuisement de la graine, sont désamidonnés par la culture à l'obscurité.

(1) P. P. Dehérain : *Traité de Chimie agricole*. Paris; Masson; 1902., p. 95.

(2) Bréal : *Alimentation des végétaux par l'humus et les matières organiques*. (Ann. Agron. t. XX. p. 353. 1894).

(3) Jules Laurent. C. R. CXXVII. 786.

Digitized by Google

Les plantes sont ensuite exposées au soleil dans une atmosphère dépouillée de gaz carbonique, leurs racines plongeant dans une solution de glucose. Après cinq ou six heures, si la température atteint 20 à 25 degrés, les feuilles sont riches en amidon, alors que des pieds témoins placés dans un liquide dépourvu de glucose n'en contiennent pas.

Les mêmes résultats ont été obtenus en arrosant des plantes (Lierre terrestre, Souci des champs, Mauve à feuilles rondes) enracinées dans un sol avec une solution de glucose et en les exposant à la lumière dans une atmosphère dépourvue d'acide carbonique.

Mazé (1) a repris l'expérience en opérant sur des Vesces de Narbonne ayant germé à l'obscurité à l'abri des microbes. Les plantules ont été placées dans des solutions nutritives minérales stérilisées aux quelles on ajoutait des quantités variables de glucose. Or, maintenues à l'obscurité, les plantes accusaient une augmentation de poids sec d'autant plus grande qu'il leur avait été fourni plus de glucose. Les plantes ainsi alimentées présentaient des racines normales; mais les tiges étaient de longueur démesurée et portaient des feuilles minuscules et d'aspect parcheminé; les nitrates se rencontraient jusqu'au voisinage du dernier entrenœud, mais n'existaient plus au-delà.

Dumont (2) a essayé d'apporter quelque lumière sur la question de l'*absorption directe des humates alcalins* par les plantes. Cette question avait été abordée autrefois par Grandeau et Petermann, qui avaient obtenu des résultats contradictoires. Pour éviter les difficultés et les lenteurs des dialyses faites dans les conditions ordinaires, l'auteur a diminué la pression de l'air à l'intérieur du dialyseur, se rapprochant ainsi des conditions dans lesquelles le passage des liquides d'une cellule à l'autre se fait dans les tissus vivants. Les matières minérales dialysent bien plus facilement que les matières organiques; mais la quantité de celles-ci qui a passé est plus riche en azote que celles contenues dans le liquide primitif. La dialyse semble donc faire une sélection entre les diverses matières azotées des humates. Les humates alcalins qui avaient servi aux expériences provenaient du traitement d'une terre humifère par une dissolution de carbonate de potassium à deux grammes par litre.

A. Gautier (3) ne conteste pas l'assimilation des matières humiques par les végétaux; mais il croit que le rôle fondamental de ces substances est de favoriser le développement des organismes inférieurs fixateurs d'azote. On comprendrait ainsi les résultats obtenus par Dehérain sur les exigences comparées du Trèfle et du Ray-Grass : à richesse égale de principes fertilisants, la matière noire du fumier a

(1) Mazé : *L'Assimilation des hydrates de carbone et l'élaboration de l'azote organique dans les végétaux supérieurs* (C. R. CXXVIII - 185).

(2) Dumont : *Sur la dialyse des humates alcalins.* C. R. CXXIV. 1051.

(3) A. Gautier : C. R. CXXIV. 1206.

Digitized by Google

donné toujours, dans une série de cultures, de meilleurs résultats que les engrais chimiques pour la culture du Trèfle.

Lutz (1), par une série de recherches expérimentales directes, a montré que, placées dans des conditions d'asepsie aussi rigoureuses que possible et de telle sorte que les agents extérieurs ne pussent exercer aucune action soit fermentescible, soit fixatrice d'azote libre, les Phanérogames peuvent *emprunter l'azote qui leur est nécessaire à des composés organiques* appartenant à la classe des amines, employés sous forme de sels.

L'assimilation de ces substances peut avoir lieu sans que leur azote ait subi au préalable une transformation en azote nitrique ou ammoniacal ; mais elle est subordonnée à cette condition que les amines proviennent de la substition à l'hydrogène de radicaux dont la grandeur moléculaire ne soit pas trop élevée : ainsi par exemple les méthylamines sont capables de fournir directement l'azote aux plantes tandis que la leucine, la tyrosine, la benzylamine et la pyridine en sont incapables. Les amines phénoliques (naphtylamine, diphénylamine, aniline) agissent comme des toxiques puissants.

Quant aux sels d'ammoniums composés et d'alcaloïdes, ils ne constituent pas une source d'azote s'ils sont employés seuls. Bien plus, les plantes placées dans un milieu nutritif contenant de l'azote sous forme d'une combinaison aminée ou alcaloïdique inassimilable perdent une quantité notable de leur azote initial ; cet azote se dégagerait à l'état gazeux. Ce curieux phénomène est le résultat d'un processus de désassimilation corrélatif d'un état de dénutrition azotée.

Avec les Algues, on retrouve les mêmes résultats que précédemment mais on obtient une certaine végétation dans la benzylamine quoique plus difficilement toutefois que dans les autres milieux. Les Oscillaires s'accommodent de produits plus complexes que la benzylamine. Ces résultats tendraient à prouver que les engrais organiques, comme le fumier, agissent sur les récoltes non seulement par les sels ammoniacaux et les nitrates qu'ils engendrent, mais aussi par les amines qui se forment auparavant.

Avec les Champignons, l'auteur a constaté que le poids de récolte obtenu était d'autant plus élevé que la grandeur moléculaire du radical substitué à l'hydrogène l'était moins. Il a constaté en outre que, de plusieurs amines provenant de la substitution du même radical à 1, 2 ou 3 H (par exemple les trois méthylamines) employées en quantité telle que le poids d'azote introduit dans les liquides nutritifs soit égal pour toutes les amines, les autres éléments restant également constants, c'est l'amine provenant de la substitution d'un seul radical qui donne le plus fort rendement. Celle à deux radicaux substitués vient ensuite

(1) Lutz : *Recherches sur la nutrition des végétaux à l'aide de substances azotées de nature organique*. Thèse de Doctorat. Paris, 1899.

Digitized by Google

et celle à trois radicaux donne la quantité de Champignons la plus faible. Quant à la substitution d'un quatrième radical, on sait qu'elle a pour effet de transformer le corps en Ammonium composé et par suite de le rendre impropre à la nutrition azotée des plantes.

Enfin de deux amines possédant la même formule brute mais provenant de la substitution à l'hydrogène, l'un d'un seul radical, l'autre de plusieurs radicaux de grandeur moléculaire moindre (propylamine et triméthylamine), c'est l'amine provenant de la substitution d'un seul radical qui donne le plus fort rendement.

La pyridine, les sels d'ammoniums composés et les alcaloïdes, employés seuls comme source d'azote ne peuvent servir à la nutrition des Champignons ; mais il n'en est plus ainsi si on les ajoute à un milieu nutritif contenant de l'azote directement assimilable. Ce dernier joue le rôle d'agent d'entraînement et fait absorber aux Champignons des doses considérables de ces produits qui, isolés, sont inactifs. On peut remarquer en outre que, comme pour les amines, les alcaloïdes sont absorbés d'autant plus énergiquement, quand ils le sont, que leur grandeur moléculaire est moindre.

Nitrates et sels ammoniacaux. — Quoi qu'il en soit de résultats précédents, il n'est pas possible à l'heure actuelle, d'apprécier l'importance de ce mode de nutrition carbonée et azotée pour une plante donnée dans un milieu donné. L'acide carbonique demeure vraisemblablement encore la source principale de carbone pour ces végétaux, tandis que les sels ammoniacaux et surtout les nitrates en sont toujours la source essentielle d'azote.

Les *sels ammoniacaux* peuvent, en effet, comme l'ont montré autrefois Schlœsing et Müntz, servir directement à l'alimentation de la plante, sans nitrification préalable.

Mazé (1) a confirmé récemment les résultats de Müntz après s'être mis, dans ses recherches, à l'abri de toute cause d'erreur. C'est ainsi qu'il s'est assuré, à la fin des expériences, que les milieux stérilisés au début et additionnés de sels ammoniacaux ne contenaient pas de ferment nitrique. La stérilité aurait pu, en effet, ne pas se maintenir pendant toute la durée de la végétation des plantes et les nitrates formés auraient pu être absorbés au fur et à mesure.

L'auteur a observé en outre que si le rendement en poids sec est à peu près proportionnel aux quantités d'azote absorbé sous forme de nitrates, il n'en est plus de même lorsque les plantes sont alimentées avec des sels ammoniacaux. Le sulfate d'ammoniaque employé à la dose de 0,5 p. 1000, donne un poids sec, dans le même temps, bien plus élevé que lorsqu'il est employé à la dose de 1 p. 1000. A cette concen-

(1) Mazé : *Recherches sur l'influence de l'azote nitrique et de l'azote ammoniacal sur le développement du Maïs* (Annales de l'Institut Pasteur).

Digitized by Google

tration, ce sel exerce, sur le Maïs, par exemple, une action nocive, qui se manifeste aussi bien dans l'aspect des racines, à ramification courte, rigide, étalées horizontalement, que dans l'aspect général de la plante.

Les nitrates employés à cette dose de 1 p. 1000 ne produisent, au contraire, aucune influence fâcheuse sur le développement du Maïs. Il reste donc acquis que les sels ammoniacaux peuvent être assimilés par cette céréale au même titre que les nitrates, mais qu'ils ne sont supportés qu'à faible dose, fait qui avait déjà été observé bien des fois dans la pratique agricole.

Voyons maintenant comment sont assimilés les sels ammoniacaux et les nitrates.

L'ammoniaque est assimilée en nature, elle n'est jamais oxydée et transformée en azote nitrique; c'est l'opinion de Molisch, de Frank, de Schultze, de Kreusler. Berthelot et André avaient conclu à l'oxydation de l'ammoniaque dans certaines espèces végétales, comme les Amarantes, à cause des réserves considérables qu'elles accumulent dans leurs tissus. Ces conclusions ont été appuyées par Heckel et Lundstrœm.

Or Pagnoul a montré que les nitrates sont réduits dans les feuilles quand celles-ci sont exposées à la lumière, alors qu'ils s'accumulent quand elles sont à l'obscurité. Pour cet auteur « la lumière paraît avoir à remplir dans la décomposition des nitrates et dans la formation des principes azotés et des corps organiques un rôle analogue à celui qu'elle joue dans la décomposition de l'acide carbonique pour la formation des corps hydrocarbonés ».

Toutefois selon Muntz (1) qui exposa des feuilles dans des atmosphères ammoniacales puis les plaça pendant quelques heures à l'obscurité ou à la lumière, l'assimilation de l'ammoniaque s'effectue cependant à l'abri des radiations lumineuses. L'auteur a montré en outre que l'ammoniaque retrouvée après un séjour de huit heures à l'obscurité ne provient pas des matières protéiques décomposées dans les feuilles.

Kinhosita (2), expérimentant sur des plantules d'orge et de maïs, est arrivé à des conclusions semblables à celles de Müntz. Pour lui, l'ammoniaque (qu'il donnait par arrosage sous forme de chlorure d'ammonium) est bien assimilée à l'obscurité et transformée en asparagine alors que les nitrates absorbés atteignent une organisation plus avancée.

Selon Hansteen (3) la Lentille d'eau est capable de proliférer à l'obscurité, par conséquent de former des matières azotées, lorsqu'on la cultive sur des solutions contenant des amides, des sels ammoniacaux, de l'urée et des sucres.

(1) Müntz : *Recherches sur l'intervention de l'ammoniaque dans la nutrition végétale.* Annales de la science agronomique française et étrangère, 1896.

(2) Kinhosita : Centralb. f. agrick. Chem. 1896, p. 362.

(3) Hansteen : Ber. d. deut. Bot. Gesell. XIV, 1896, p. 362.

Digitized by Google

Saposchnikow (1) a expérimenté lui aussi sur les nitrates. Il détachait des feuilles de Vigne et de Ronce et les plongeait par le pétiole dans du liquide de Knop. Un lot était placé à la lumière, un autre à l'obscurité; d'autre part, au début des recherches, la moitié de chaque feuille était soumise à l'analyse. A la fin, les feuilles mises en expériences étaient aussi analysées, ce qui permettait de déterminer les quantités de matières azotées et non azotées formées ou détruites. L'auteur a pu mettre ainsi en évidence les résultats suivants : à la lumière les nitrates fournissent un gain notable de matières azotées et d'hydrates de carbone ; l'asparagine peut, dans une certaine mesure, remplacer les nitrates. Par la privation de nitrates, la formation des matières azotées est entravée tandis que celle des hydrates de carbone est augmentée ; mais l'inverse a lieu si, l'éclairement étant modéré, il y a beaucoup de nitrates. Mais l'auteur ne dit pas si des feuilles coupées riches en hydrates de carbone forment des matières azotées à l'obscurité en présence des nitrates.

(1) Saposchnikow : *Eiweisstoffe und Kohlenhydrate der grünen Blätter als Assimilations Produkte.* Tomks. 1899.

(*A suivre*). Ed. Griffon.

425 — Lille imp Le Bigot frères Le Gérant: Th. Clerquin

Digitized by Google

MODIFICATIONS PRODUITES PAR LE GEL

DANS LA STRUCTURE DES CELLULES VÉGÉTALES

par MM. L. MATRUCHOT et M. MOLLIARD

(Planches 12, 13 et 14)

L'action du froid sur les végétaux et plus particulièrement le gel de leurs tissus sont des questions qui ont de tout temps préoccupé les Botanistes. Mais jusqu'à nos jours, l'action de la gelée sur la structure du protoplasma et du noyau des végétaux n'a été que peu étudiée ; et d'autre part il y a eu, sur le mécanisme de la mort par le froid, diverses théories émises, dont aucune n'a entraîné l'adhésion unanime des Biologistes.

Les recherches que nous avons entreprises complètent dans une certaine mesure ce qu'on sait des phénomènes morphologiques du gel des cellules ; en outre elles apportent à l'une des théories actuellement en présence relatives à la mort par le froid, des arguments cytologiques qui lui manquaient jusqu'alors.

On sait depuis longtemps que, par un froid d'une intensité et d'une durée suffisantes, il se forme à l'intérieur des plantes gelées des cristaux de glace. Mais où et comment prennent naissance ces glaçons? Aux dépens de quelle eau se forment-ils ? Quelles sont les modifications morphologiques que subissent alors les tissus ? Autant de problèmes qui n'ont été résolus que successivement et en partie seulement.

Les anciens Botanistes (Duhamel, Senebier et autres) pensaient que, lors du gel, des glaçons se forment à l'intérieur même des cellules, et, par le phénomène bien connu de l'augmentation de volume de l'eau qui se congèle, provoquent une déchirure de la membrane cellulaire.

Des observations nombreuses ont montré qu'il n'en est rien.

Digitized by Google

Sachs (1) fit remarquer que puisque, conformément à l'observation courante, certaines plantes congelées peuvent, lorsque le dégel s'effectue lentement, reprendre leur état initial sans être endommagées, c'est que la membrane cellulaire n'a pas été rompue au moment du gel. De même Schacht (2) observa que « quand on presse entre les mains un morceau de pomme de terre gelée, le liquide qui s'en écoule en abondance ne contient pas de grains de fécule, ce qui prouve avec certitude, sinon qu'il n'y a pas de fentes aux parois des cellules, du moins qu'il n'y a pas de fentes assez grandes pour que les grains de fécule les puissent traverser ».

Les recherches successives de Caspary (3), de Nägeli (4), de Prillieux (5) ont montré que la glace se forme d'ordinaire non dans les cellules, mais entre les cellules.

Prillieux, recherchant où et comment prend naissance la glace qui se produit ainsi dans les tissus, dégage nettement cette idée que les glaçons se forment dans les méats ou lacunes intercellulaires, en écartant, sans les déchirer, les cellules avoisinantes. Il en conclut que l'eau qui en se congelant forme les aiguilles de glace est sortie des cellules sous forme liquide et *antérieurement à la congélation.*

Le même auteur remarque aussi que parfois la production de la glace se fait avec une telle intensité, les cristaux s'accroissent d'une façon si extraordinaire, qu'ils finissent alors par déchirer les tissus qui les entourent et font saillie au dehors à travers des lambeaux de l'écorce. Dans ces conditions il peut y avoir déchirure de certaines cellules ; mais ce n'est pas le cas général.

Les travaux plus récents ont confirmé ces premières recherches, et il est admis aujourd'hui que dans la presqu'unanimité des cas la formation de glaçons est extérieure à la cellule. Molisch a vérifié

(1) Sachs : *Kristallbildungen bei dem Gefrieren* (Berichte über die Verhandlungen der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaft zu Leipzig, 1860), et *Handbuch der Experimentalphysiologie.*

(2) D'après Prillieux (Bulletin de la Société botanique de France, 1869, p. 92).

(3) Caspary : *Auffallende Eisbildung auf Pflanzen* (Botan. Zeitung, 1854, p. 665, et 1855, p 489).

(4) Nägeli : *Ueber die Wirkung des Frostes* (Bot. Mittheilungen a. d. Sitz. d. k. Bay. Akad. d. Wiss. zu München, I. 1861).

(5) Prillieux : *Effet de la gelée sur les plantes. Formation des glaçons dans les tissus des plantes* (Bull. Soc. bot. t. 16, 1869, p. 141). *Sur la formation de glaçons à l'intérieur des plantes* (Ann. des Sc. natur. Bot., 5e série, t. XII, 1869, p. 125).

Digitized by Google

ce fait ; il a pu préciser cependant quelques cas, rares il est vrai, où des cristaux de glace prennent naissance à l'intérieur des cellules.

Ce dernier auteur, dans une étude remarquable sur le gel des végétaux (1), a eu, le premier, recours à un dispositif expérimental lui permettant d'observer directement au microscope les diverses phases du gel et du dégel des cellules.

En opérant sur des cellules libres (amibes, filaments d'algues et de champignons, épidermes et poils de végétaux supérieurs) il a pu établir d'une façon précise dans quelles conditions d'abaissement de température et de durée de froid se forment les cristaux de glace, quelle est leur position, dans les divers cas, par rapport à la membrane et au protoplasma, et enfin quel est l'aspect présenté par certaines cellules tuées par le gel. Se basant sur ses propres observations et sur les résultats précédemment obtenus par Göppert et Müller-Thurgau, il a pu concevoir une théorie fort judicieuse de la mort par gel, théorie sur laquelle nous reviendrons plus loin.

Mais aucun des auteurs dont nous venons de parler ne s'est attaché à faire une étude cytologique approfondie de la question. Molisch lui-même n'a fait que noter la désagrégation des éléments cellulaires dans quelques cas particulièrement favorables à l'observation, et, en dehors d'une vacuolisation plus ou moins complète du protoplasma, il n'indique aucun caractère morphologique précis du phénomène.

En reprenant l'étude du gel des cellules végétales, nous avons constaté, comme les auteurs qui nous ont précédé, la formation de cristaux de glace intercellulaires et observé divers phénomènes déjà décrits. Mais dans notre exposé, nous avons laissé de côté les phénomènes d'ordre physiologique et d'ordre anatomique, qui ont été surtout étudiés par les précédents observateurs, pour nous en tenir uniquement à l'étude cytologique.

Nous avons cherché à préciser les réactions et modifications morphologiques que présente le contenu cellulaire sous l'action d'un froid suffisant pour amener la congélation des tissus. Notre attention s'est portée à la fois sur le protoplasma et sur le noyau, mais surtout sur celui-ci, car les modifications de structure peuvent

(1) H. Molisch : *Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen.* Iena, 1897.

Digitized by Google

y être plus facilement mises en évidence par les fixateurs et les colorants.

Nous avons obtenu la congélation des tissus étudiés en les plaçant à sec dans une enceinte refroidie à l'aide d'un mélange réfrigérant. Sauf indication contraire, les objets mis en expérience ont été fixés aussitôt sortis de la glacière par le liquide de Flemming et colorés à la safranine. Nos recherches ont porté principalement sur les feuilles de Narcisse, puis nous avons généralisé les résultats obtenus, en étudiant des organes très variés de Phanérogames et quelques Cryptogames.

NARCISSE (*Narcissus Tazetta* L.).

Nos observations ont porté de préférence sur certaines cellules du parenchyme lacuneux de la feuille de Narcisse. Sur une coupe transversale faite à un ou deux centimètres au moins de l'extrémité du limbe d'une jeune feuille, on distingue, entre les faisceaux libéro-ligneux, des zones de larges cellules en voie de résorption. C'est au pourtour de cette région plus ou moins dissociée, dans la zone intermédiaire entre le faisceau et la lacune, que se trouvent les cellules sur lesquelles nous avons particulièrement porté notre attention. Elles sont des plus faciles à repérer, et elles nous ont montré de très nettes réactions morphologiques à l'action de la gelée.

Les cellules considérées sont relativement peu riches en protoplasma ; une vacuole unique et très développée n'y laisse subsister qu'une utricule de cytoplasma pariétal avec quelques bandes transversales. Le noyau occupe parfois une position pariétale ; il est alors plus ou moins aplati (Pl. 13, fig. 17) ; parfois il est inclus dans l'un des larges trabécules protoplasmiques transversaux ; il est alors d'ordinaire sphérique. Mais dans tous les cas — le fait est à noter — il n'est, d'un côté au moins, séparé du liquide de la vacuole que par une mince couche de cytoplasma.

Les noyaux ont, à l'état normal (Pl. 12, fig. 1 ; pl. 13, fig. 17) un réseau chromatique à mailles très étroites et à filaments très fins, aux nœuds duquel sont des grains chromatiques plus colorés. Le réseau est réparti de façon à peu près uniforme dans toute la masse du noyau.

Digitized by Google

Celui-ci renferme en outre un gros nucléole *n*, qui se montre entouré d'une mince aréole claire, et quelques nucléoles de petite taille qui se différencient peu des grains chromatiques nodaux.

L'action de la gelée sur les cellules considérées produit, à des degrés variables, des effets analogues, que nous allons décrire, avant de présenter aucune interprétation et avant de tenter l'explication mécanique des phénomènes.

1. — La déformation la moins accentuée se manifeste par la présence d'un réseau à mailles plus larges et à filaments plus épais ; la chromatine forme aux nœuds de ce réseau des amas plus abondants (Pl. 12, fig. 2, 3) (1). On distingue à l'intérieur du noyau un ou plusieurs espaces clairs, absolument achromatiques et transparents ; ces espaces clairs se présentent comme des vésicules qui seraient nées par différenciation dans la masse du noyau et qui, par leur développement, refouleraient soit entre elles soit à la périphérie, le réseau chromatique.

Dans d'autres noyaux, où le réseau, plus condensé encore, ne comprend qu'un nombre de mailles assez faible, on observe en outre une orientation très nette dans les filaments nucléaires. Nous avons constaté que cette orientation est liée essentiellement à la position qu'occupe le noyau dans la cellule et aux rapports de voisinage qu'il présente avec la grande vacuole cytoplasmique qui occupe la majeure partie de la cellule.

Si le noyau, — et c'est un cas assez fréquent — est logé dans l'intérieur d'une bande protoplasmique médiane (Pl. 12, fig. 4, 6, 7, 9), il arrive généralement qu'il n'est recouvert, en deux de ses points diamétralement opposés, que par une mince couche de cytoplasma. Le gel détermine alors en lui une orientation bipolaire très nette, les deux pôles correspondant aux points de contact avec la vacuole. On voit en effet, dans ce cas, les filaments du réseau chromatique disposés parallèlement à la ligne des pôles ; réduits en nombre mais accrus en épaisseur, ces filaments se présentent alors comme des cordons légèrement fusiformes (Pl. 12, fig. 6 *a*) traversant le noyau de part en part, et se reliant à la périphérie avec un réseau superficiel ayant même structure (Fig. 6 *b*).

Si le noyau — et c'est un cas qui se présente fréquemment aussi

(1) La figure 3 est celle qu'on voit en haut et à droite sur la planche 12.

Digitized by Google

— est rejeté sur le côté de la cellule et logé dans une mince couche pariétale de protoplasma comprise entre la vacuole et la membrane cellulaire, le gel y détermine encore une orientation des éléments chromatiques ; mais cette fois la structure est en quelque sorte unipolaire. Il y a bien encore un axe d'orientation allant du centre du noyau à la grande vacuole cellulaire ; mais la chromatine semble fuir la zone de contact avec la vacuole et se rassembler au pôle opposé (Pl. 12, en haut et à droite, fig. 3).

2. — A un degré plus marqué de déformation, non seulement les filaments chromatiques sont réduits en nombre, condensés et orientés, mais ils sont rejetés à la périphérie du noyau et se disposent suivant des lignes méridiennes ; de plus ces filaments sont reliés entre eux par de rares et courtes anastomoses s'orientant elles-mêmes, plus ou moins, dans la direction polaire.

En même temps que le réseau devient superficiel, il s'effectue une condensation de la chromatine vers les régions équatoriales (Pl. 12, fig. 7, 9) ; cette concentration se fait à la fois par l'apparition d'un renflement fusiforme dans la partie médiane de chacun des filaments méridiens et par une fusion latérale, deux à deux, ou trois à trois, de ces parties renflées. Il se produit ainsi un nombre assez restreint (huit à douze par exemple) de nodosités équatoriales d'où partent de gros trabécules transversaux les reliant entre elles, et de fines fibrilles méridiennes qui vont s'amincissant en se rapprochant des pôles ; fortement chromatiques à leur base, ces fibrilles le sont de moins en moins vers leurs extrémités.

Divers cas, étudiés en particulier, feront bien comprendre les déformations dont le noyau est le siège :

Noyau à structure bipolaire. — Le noyau gelé représenté dans la fig. 5 offre le cas intermédiaire le plus typique entre la structure du noyau à peine déformé, qui a été décrite dans les pages précédentes, et la structure plus profondément modifiée dont il vient d'être fait mention.

Le réseau chromatique, quoique à texture beaucoup plus lâche que dans le noyau peu déformé, est encore bien nettement un réseau ; mais il est ici presqu'entièrement superficiel, et son orientation par rapport à la grande vacuole protoplasmique n'est pas douteuse. Il s'est même fait une légère condensation de la chromatine dans la région équatoriale, condensation que la présence du nucléole *n* vient encore accentuer. Il est à remarquer qu'ici ni l'un ni l'autre des deux pôles n'est complètement

Digitized by Google

achromatique : ce caractère ne se retrouvera plus dans aucun des cas qui seront examinés dans la suite.

Les fig. 9*a*, 9*b*, 9*c* de la planche 12 se rapportent à un même noyau examiné en faisant varier la mise au point du microscope. L'orientation bipolaire, avec symétrie par rapport à un plan équatorial, est évidente.

Dans la fig. 9*a*, le noyau est vu en coupe optique ; on y reconnaît l'existence d'une vaste lacune centrale, traversée par un seul trabécule qui va d'un pôle à l'autre et qui porte vers sa partie médiane le nucléole *n*. Tout le reste de la chromatine a été rejeté à la périphérie.

Le noyau 9*b* représente le même noyau vu en perspective par sa face supérieure. La chromatine y est encore distribuée en un réseau distinct, mais ce réseau est, plus encore que dans le cas précédent, nettement orienté dans la direction des pôles. Les anastomoses équatoriales y sont grêles, de sorte que les lignes chromatiques méridiennes gardent encore leur individualité. Les anastomoses circumpolaires y sont assez nombreuses et ici encore légèrement chromatiques. Enfin, les deux régions polaires sont entièrement achromatiques.

La fig. 9*c*, qui représente la face inférieure du même noyau, donne lieu à des observations analogues.

En un mot, nous avons donc là un noyau à chromatine périphérique, avec tendance à la condensation de cette chromatine dans la région équatoriale.

La fig. 7 représente un noyau gelé où l'orientation bipolaire de la chromatine est beaucoup plus marquée encore. On y distingue à la face supérieure cinq à six nodosités équatoriales dont le plan est très sensiblement perpendiculaire à la ligne qui joint les deux surfaces de contact du noyau et du suc cellulaire. Ces nodosités s'effilent dans la direction des deux pôles et se terminent par des trabécules de plus en plus minces et de moins en moins achromatiques. Enfin, les filaments méridiens sont reliés, dans la région équatoriale, par de grosses anastomoses transversales compactes, et çà et là, dans la région circumpolaire, par de fins trabécules achromatiques plus ou moins obliques mais orientés dans la direction des pôles.

3. — Un degré de plus dans la condensation de la chromatine nous est offert par la fig. 8. Elle nous montre un noyau ellipsoïdal vu par une de ses extrémités. La chromatine y est presque entièrement rejetée à la périphérie ; seuls subsistent trois ou quatre filaments profonds allant directement d'un pôle à l'autre (l'un d'entre eux porte le nucléole, non représenté sur la figure). Les nodosités chromatiques superficielles sont ici très nettement disposées sur une ligne équatoriale presque continue ; les filaments méridiens qui en partent perdent presqu'aussitôt leur caractère chromatique et deviennent

Digitized by Google

invisibles ; disparaissent de même les fins trabécules longitudinaux qui dans les noyaux précédemment étudiés réunissaient de place en place ces filaments méridiens ; enfin, par contre, les anastomoses transverses qui, dans la région équatoriale, relient les nodosités voisines sont ici très puissantes et forment avec elle un anneau chromatique presque continu.

On s'achemine visiblement vers la structure que nous décrirons plus loin, où toute la chromatine se dispose en un anneau équatorial compact et continu, disposition qui semble être le terme extrême des déformations nucléaires que le gel peut produire dans ces cellules.

Noyau à structure unipolaire. — Certains noyaux, en particulier ceux qui sont rejetés entre la paroi cellulaire et la grande vacuole cytoplasmique, sont le siège de phénomènes analogues ; mais ici un seul pôle devient achromatique, et, *dans la règle*, ce pôle achromatique se forme dans la partie du noyau qui avoisine immédiatement la vacuole. Nous n'avons observé qu'une seule exception à cette dernière règle ; elle a été représentée dans la fig. 12 ; là encore la chromatine s'est bien orientée normalement à la surface de contact du noyau et de la vacuole, mais pour des raisons que nous n'avons pu préciser sur la préparation, mais qu'on peut cependant concevoir, la chromatine s'est amassée au voisinage même de la vacuole au lieu de refluer au point opposé.

Laissant de côté ce cas en apparence exceptionnel et qui trouvera dans la suite une explication, on observe toujours, dans les noyaux à structure unipolaire, la formation d'une calotte claire près de la vacuole protoplasmique, et d'une calotte chromatique près de la membrane cellulaire.

Comme dans les noyaux à structure bipolaire, on peut observer divers degrés dans la condensation de la chromatine. Dans le noyau en forme de gouttière qui a été représenté dans la fig 3, le réseau chromatique subsiste dans toute la masse, sauf dans une sorte de vésicule intranucléaire parfaitement incolore qu'on voit faisant hernie du côté de la vacuole protoplasmique. Le réseau chromatique de ce noyau est à mailles légèrement plus larges que dans le noyau normal, mais il n'y a pas d'autre différence appréciable : aux nœuds du réseau sont des granules fortement colorés, le nucléole est très visible et présente ses caractères habituels.

Une concentration plus marquée de la chromatine s'observe sur le noyau de la fig. 11. Il y a une accumulation évidente de matière chromatique sur toute une moitié du noyau, formant une sorte de calotte hémisphérique opposée à la vacuole cytoplasmique.

On peut enfin avoir une démarcation très nette entre une mince calotte fixant énergiquement les colorants nucléaires et tout le reste de la masse du noyau demeurant à peu près incolore. Le noyau de la fig. 13,

Digitized by Google

dont nous avons signalé l'orientation exceptionnelle, montre bien à un pôle cette calotte chromatique opaque, que prolonge un fin réseau superficiel équatorial, lequel va s'atténuant de plus en plus jusqu'à laisser absolument incolore une calotte occupant l'autre pôle. Une représensentation schématique de cette disposition a été figurée en 12*b*.

4. — Nous arrivons enfin au degré ultime de déformation qu'il nous a été donné d'observer dans les noyaux du parenchyme de Narcisse.

A ce degré, la condensation de la chromatine conduit à la formation d'un anneau équatorial compact, continu et de largeur uniforme ; la partie chromatique du noyau se trouve alors réduite à cet anneau mince, dont le contour très précis ne présente plus que de légères denticulations d'où partent les fibrilles méridiennes devenues entièrement achromatiques.

Nous avons observé d'assez nombreux exemplaires de cette curieuse modification du noyau ; nous allons décrire ici quelques-unes des figures les plus caractéristiques (Pl. 12, fig. 4, 10, 15, 16).

Dans la fig. 4, est représenté un noyau aplati parallèlement à la surface de deux grandes vacuoles voisines, et où la condensation de la matière chromatique dans la zone équatoriale est à peu près complète. A la vérité, l'anneau est large et peu compact, mais les fibrilles méridiennes qui en partent sont courtes et presqu'entièrement achromatiques.

Un anneau chromatique plus nettement défini, mais placé au dessous de l'équateur par suite de la position excentrique du noyau dans la cellule, tel est le cas représenté dans la fig. 10. Ici, par suite d'une disposition singulière assez rare, l'anneau chromatique fait saillie à la surface du noyau. Les fibrilles méridiennes n'existent plus.

Mais le cas le plus curieux — que nous avons d'ailleurs observé à plusieurs reprises — est celui que présentent les fig. 15 et 16. La chromatine du noyau est rassemblée en un anneau équatorial superficiel continu, de largeur constante, denticulé sur ses bords ; cet anneau fait, sans aucune discontinuité, tout le tour du noyau ; par coloration à la safranine, il apparaît comme uniformément teinté de rose, avec çà et là des granulations plus foncées ; enfin, des denticulations qui le bordent partent des fibrilles méridiennes presqu'entièrement achromatiques, mais que leur réfringence plus

Digitized by Google

grande permet de suivre sur une certaine longueur à la surface du noyau.

Nucléole. — Dans les noyaux profondément modifiés que nous avons décrits en dernier lieu, il n'y a plus de trace du nucléole. C'est qu'en effet, parallèlement aux transformations que subit le réseau chromatique, il se fait, sous l'action du gel, une transformation du nucléole qui, par un processus dont nous avons pu observer les principaux stades, conduit à sa disparition complète.

Dans le noyau normal (Pl. 12, fig. 1, pl. 13, fig. 17) le nucléole est sphérique et logé dans une grande maille du réseau chromatique. Dans les noyaux gelés, il présente des phénomènes d'étirement, et il se dispose, comme les fibrilles chromatiques, parallèlement à la ligne des pôles.

Si le noyau est peu déformé (Pl. 12, fig. 2, 3, 7, 9), le nucléole est à peine modifié ; il s'allonge seulement un peu dans la direction des pôles. Il est nettement ovale, comme étiré le long d'une fibrille, dans les noyaux où le réseau chromatique est bipolaire (fig. 6, 13, 14). Enfin, lorsque le réseau se condense en un anneau équatorial plus ou moins régulier, le nucléole subit le sort d'une quelconque des nodosités du réseau et prend part au même titre qu'elles à la constitution de cet anneau (fig. 4, 10, 15, 16). Dans le cas où la couronne équatoriale présente sa différenciation la plus complète (fig. 15, 16), le nucléole n'est plus reconnaissable au milieu de la masse chromatique uniforme qu'il a contribué à former.

En résumé, le nucléole subit des déformations qui sont en relation étroite avec celles du réseau, et il finit par disparaître en s'incorporant complètement dans la masse chromatique commune.

Parfois, surtout dans les noyaux pauvres en chromatine, le nucléole s'allonge et s'aplatit en un véritable ruban ; et, comme il est rejeté, en même temps que tout l'appareil chromatique, à la périphérie du noyau, il affecte alors une forme incurvée très remarquable (fig. 13, 14). Le nucléole de la fig. 13 occupe environ un tiers du pourtour du noyau ; il est très visiblement orienté dans une direction perpendiculaire à la surface voisine de la vacuole cytoplasmique. Le nucléole représenté dans la fig. 14 est plus allongé encore, puisqu'il occupe presque toute la longueur d'une ligne méridienne à la surface du noyau ; il affecte ici la

Digitized by Google

forme d'un ruban de largeur remarquablement constante sur lequel s'insèrent latéralement quelques fibrilles du réseau chromatique. Malgré une ressemblance apparente, il ne faudrait pas homologuer le demi anneau chromatique ainsi constitué avec l'anneau chromatique complet que nous avons décrit dans certains noyaux trés déformés par le gel. Ni l'origine ni la disposition ne sont les mêmes dans ces deux formations. L'anneau complet tire son origine presqu'exclusivement du réseau chromatique ; le demi anneau est constitué uniquement par le nucléole. L'anneau complet est orienté perpendiculairement à la ligne des pôles, équatorial en un mot; le demi-anneau est une ligne méridienne perpendiculaire à la surface voisine de la vacuole cytoplasmique, ainsi qu'on le voit nettement sur la fig. 14.

Cytoplasma. — Les cellules du parenchyme de Narcisse qui se sont montrées particulièrement favorables à l'étude du noyau soumis au gel sont assez pauvres en cytoplasma. Le plus souvent celui-ci est réduit à une mince zone entourant le noyau et se reliant à une couche pariétale qui tapisse la membrane.

Ce cytoplasma, qui est granuleux ou légèrement fibrillaire dans les cellules non gelées, prend sous l'action du gel une structure écumeuse. Dans la fig. 43 (pl. 14), où le noyau est devenu informe et où la chromatine nucléaire a diffusé partiellement dans le cytoplasma, cette structure écumeuse est particulièrement évidente. On la retrouve dans la généralité des cas, à un degré plus ou moins marqué, mais il n'en a été tenu compte avec quelque rigueur que dans un petit nombre de figures (Fig. 4, 5).

Cette structure du cytoplasma gelé a déjà été observée par divers auteurs, Kühne, Hofmeister (1), Klemm (2), Molisch (3). Une vacuolisation complète semble être ici, comme dans beaucoup d'autres cas de dégénérescence de la cellule, l'état que prend le cytoplasma au moment de sa désagrégation et de sa mort.

Mais il est un fait de première importance, qu'il convient de mettre dès maintenant en évidence. C'est la relation étroite

(1) Hofmeister : *Die Zelle*, p. 53.

(2) Klemm : *Desorganisationserscheinungen der Zelle.* (Prinhsh. Jahrb. XV, 1898, p. 641).

(3) Molisch : *loc. cit.*

Digitized by Google

qui existe entre la polarité déterminée dans le noyau par le gel et la proximité d'une ou de deux grandes vacuoles cytoplasmiques.

Nous avons déjà signalé divers cas où cette relation est particulièrement nette. Il faut ajouter qu'*elle est la règle*, et que partout où nous avons pu observer un noyau polarisé et pu fixer dans la même cellule la position exacte de la vacuole ou des vacuoles cytoplasmiques, le lien que nous venons de signaler s'est montré avec évidence : qu'il y ait un pôle unique ou qu'il y en ait deux, le pôle constitue toujours la région du noyau la plus proche de la vacuole cytoplasmique. A l'examen des diverses figures où cette polarité a été représentée (toutes les fig. de la Pl. 1, à l'exception de la fig. 1), et où les flèches indiquent la direction polaire, la relation que nous indiquons semblera évidente.

***

On peut se demander si les déformations observées sur les cellules du parenchyme de Narcisse sont d'ordre général. Pour le savoir, nous avons expérimenté sur des matériaux très divers : cellules appartenant à la moelle ou à l'écorce de l'axe hypocotylé du Haricot, à la racine de Jacinthe, à la tige de Lupin, à la feuille de *Clivia*, au pédoncule floral de *Clivia* et de Tulipe, au nucelle de *Leucoium*, aux poils staminaux de *Tradescantia*, à des filaments de *Spirogyra*. Nous avons, comme on va le voir, retrouvé fréquemment, quoique à des degrés différents, des modifications analogues à celles que fournit la feuille de Narcisse. On peut donc considérer les phénomènes que nous avons décrits comme représentant le processus le plus habituel de la réaction de la cellule contre le gel.

Nous allons passer en revue successivement les principales modifications observées.

AXE HYPOCOTYLÉ DU HARICOT (*Phaseolus vulgaris* L.).

Des germinations de Haricot développées à la lumière ont été mises à geler pendant quinze heures dans un mélange réfrigérant où la température a varié de — 4° à — 7°. Les cellules qui ont présenté les modifications dont il va être parlé sont des cellules

Digitized by Google

de la partie interne de l'écorce ou de la moelle de l'axe hypocotylé.

Nous avons retrouvé dans les noyaux de ces cellules des phénomènes de condensation et d'orientation de la chromatine tout à fait analogues à ceux que nous avons décrits pour le Narcisse.

Dans la fig. 22 (Pl. 13) est représenté un noyau aplati logé contre la membrane cellulaire et séparé de la grande vacuole cytoplasmique par une mince lame de protoplasma. Un réseau chromatique à mailles peu nombreuses et superficielles, des fibrilles chromatiques orientées normalement à la surface libre de la vacuole, un nucléole allongé dans la direction bipolaire, tels sont les caractères que le gel a fait apparaître dans ce noyau. Ces caractères sont remarquablement identiques à ceux que nous avons décrits dans les noyaux aplatis des cellules de Narcisse.

Il nous a été donné d'observer, à diverses reprises, dans les cellules de la moelle du même organe (axe hypocotylé du Haricot) des aspects très particuliers du noyau, aspects qui, tout en rentrant dans le cadre général des faits observés, présentent un intérêt particulier sur lequel nous aurons à revenir dans la suite. Là le noyau se présente comme boursoufflé, offrant des sortes de hernies qui font saillie au dehors et sont séparées l'une de l'autre par des sillons profonds. Tantôt (Pl. 13, fig. 25) le noyau présente deux hernies volumineuses, laissant entre elles une gorge circulaire où la chromatine est rassemblée. Tantôt (fig. 26) il existe trois hernies l'une occupant tout un hémisphère, les deux autres se partageant l'autre hémisphère ; la chromatine occupe alors toute la région équatoriale, où elle constitue une large plaque *e*, et forme en outre un mince filet méridien *m* séparant les deux protubérances de moindre volume.

A l'examen de ces figures, il est évident que la polarité du noyau est, comme précédemment, en relation avec la disposition du cytoplasma, qui recouvre d'une mince couche le noyau à l'un de ses pôles. Remarquons toutefois qu'ici la chromatine n'est pas rejetée à la périphérie; elle est seulement localisée dans un plan équatorial et forme une lame circulaire continue, relativement épaisse, renfermant le nucléole visible par transparence.

Le stade ultime de la condensation de la chromatine, condensation aboutissant à la formation d'une zone équatoriale *périphérique*, peut s'observer ici encore, et le fait qu'une disposition aussi

Digitized by Google

singulière se retrouve dans des organes aussi différents qu'une feuille de Narcisse et un axe hypocotylé de Haricot montre bien qu'on est en présence d'un phénomène d'ordre très général. Nous avons représenté dans les fig. 23 et 24 (Pl. 13) les noyaux, vus en perspective, de cellules corticales internes; ils sont visiblement orientés dans la direction perpendiculaire à la surface libre du cytoplasma.

Au stade représenté par la fig. 23 *a*, on observe une disposition qui a été schématisée dans la fig. 23 *b*, et où la matière chromatique est entièrement condensée dans le plan équatorial. La plus grande part est périphérique et constitue un anneau d'épaisseur assez irrégulière, sur les dentelures duquel viennent s'insérer des fibrilles achromatiques méridiennes. Le reste de la chromatine est rassemblé sur un diamètre équatorial formant un gros trabécule médian qui porte la nucléole légèrement excentrique.

Dans le noyau représenté sur la fig. 23, la chromatine, presqu'entièrement périphérique, forme un anneau équatorial sinueux où l'on ne distingue que par leur amorce les trabécules méridiens achromatiques *a*. Vers la partie centrale du noyau est un gros nucléole fortement coloré, maintenu en place par quelques filaments chromatiques transversaux.

Dans ces deux cas — et c'est d'ailleurs là un fait général dans le parenchyme de Haricot — le nucléole garde son individualité. Comme le montre surtout la fig. 22, il occupe manifestement l'un des angles du réseau chromatique modifié ; même lorsque le réseau est déformé et en partie détruit (fig. 23 à 26), le nucléole reste inclus dans un des trabécules subsistants et garde un contour défini. Nous ne l'avons jamais vu prendre part, comme c'est le cas normal dans le Narcisse, à la formation de la couronne chromatique équatoriale.

A cette dernière différence près, les noyaux du parenchyme de Haricot présentent donc les mêmes réactions vis-à-vis du gel que les cellules de Narcisse, et dans les deux cas la déformation maxima se manifeste par une condensation de la chromatine sous forme d'un anneau périphérique, avec structure bipolaire très nette pour le noyau.

En dehors d'une vacuolisation très générale et qui rappelle celle que nous avons signalée dans le Narcisse, le cytoplasma

Digitized by Google

des cellules de Haricot ne présente rien de particulier sous l'action du gel. A l'état normal, non gelé, il renferme toujours au moins une grande vacuole dont la position détermine l'orientation des éléments dans le noyau gelé.

TIGE DE LUPIN (*Lupinus albus* L.).

Une coupe faite dans la tige du Lupin, entre les cotylédons et la première des deux ou trois feuilles que présentent les jeunes germinations, montre dans la région moyenne de l'écorce des cellules dont le contenu est assez analogue à celui des cellules étudiées dans le Narcisse et le Haricot : cytoplasma à large vacuole, souvent réduit à quelques bandes pariétales ou transversales dont l'une englobe le noyau. L'action de la gelée y détermine des apparences semblables à celles qui ont été décrites plus haut.

Nous n'en avons figuré qu'une seule, où le noyau présente cette particularité d'avoir une couronne chromatique équatoriale incomplète (Pl. 13, fig. 37) ; c'est, en somme, un cas intermédiaire entre le noyau à structure bipolaire (anneau équatorial incomplet) et le noyau à structure unipolaire (calotte polaire) dont il a été parlé à propos du Narcisse.

Le nucléole reste intact à l'intérieur du noyau et ne prend aucune part à la constitution de la couronne.

RACINE DE JACINTHE (*Hyacinthus orientalis* L.).

Avec la racine de Jacinthe nous avons pu retrouver, dans des cellules de parenchyme, des déformations de même ordre que les précédentes.

Le noyau gelé que nous avons représenté dans la fig. 44 (Pl. 14), offre une particularité remarquable, sur laquelle nous aurons à revenir dans la suite. Ce noyau a toute sa chromatine superficielle et rejetée en grande partie à l'un des pôles, sous forme de bandes plus ou moins longitudinales.

Il est manifeste, en outre, que ce noyau a éclaté par rupture d'une grande vésicule interne ; dans le protoplasma, au voisinage du point de rupture de la membrane nucléaire, on trouve une masse

Digitized by Google

importante et se colorant fortement ; sa taille considérable donne à penser qu'elle peut être formée par le nucléole augmenté d'une partie de la matière chromatique du noyau.

FEUILLE ET PÉDONCULE FLORAL DE *CLIVIA*

Des résultats de même ordre que les précédents ont été obtenus isolé avec la feuille et le pédoncule floral de *Clivia miniata*.

L'aspect très caractéristique du noyau que représente la fig. 38 (Pl. 31), où la couronne chromatique équatoriale est presque aussi nette que dans le Narcisse, suffit à montrer qu'ici encore la réaction vis-à-vis du gel est la même que précédemment. De plus, la disposition annulaire de la chromatine est manifestement en rapport avec la position de deux larges vacuoles cytoplasmiques qui sont en contact presque direct avec le noyau.

Comme dans quelques-uns des cas précédents, le nucléole reste distinct de la masse chromatique disposée en couronne.

PÉDONCULE FLORAL DE TULIPE (*Tulipa Gesneriana* L.).

Plus caractéristiques encore, et en tous cas plus semblables aux déformations typiques étudiées en détail dans le Narcisse, sont les figures que le gel détermine dans les cellules parenchymateuses du pédoncule floral de Tulipe.

La fig. 21 (Pl. 13) est on ne peut plus significative à cet égard. Une cellule entière a été figurée. Le noyau, porté par une bande médiane de protoplasma, a pris par le gel une structure bipolaire des mieux définies ; les deux vacuoles cytoplasmiques sont en face des deux pôles ; la chromatine est rassemblée en masses équatoriales irrégulières, d'où partent des filets méridiens devenant rapidement incolores : en un mot, on a là une disposition rigoureusement identique à certains aspects fournis par les noyaux de Narcisse.

Voulant généraliser les notions fournies par les organes précédemment étudiés, nous nous sommes adressés à des tissus dont la structure diffère de celle des parenchymes plus ou moins lacuneux, Nous avons examiné à ce point de vue les tissus compacts qui constituent le nucelle de *Leucoium* et la paroi de l'ovaire de Tulipe.

Digitized by Google

NUCELLE DE *LEUCOIUM VERNUM* L.

Les cellules du nucelle de *Leucoium* ont un noyau volumineux sur lequel l'action du gel s'est manifestée par une vacuolisation en tout comparable à ce que nous avons vu précédemment.

Les trois cas principaux de déformation se retrouvent ici. On peut avoir une vacuolisation générale sans orientation particulière des éléments (Pl. 13, fig. 18) ; dans un noyau ainsi modifié, la chromatine refoulée par le développement des vésicules forme un réseau à mailles larges et peu nombreuses.

La fig. 19 (noyau vu par sa face supérieure) montre un cas de vacuolisation analogue, mais avec orientation assez nette : le noyau, logé dans une masse protoplasmique à peine plus large que lui, et se trouvant au voisinage du suc cellulaire, a pris une structure bipolaire ; la chromatine s'est condensée dans la région équatoriale ; elle y forme une plaque très fortement chromatique *pl*, de chaque côté de laquelle se distribue un réseau à mailles larges et irrégulières.

Enfin (fig. 20, coupe optique), nous avons observé le cas d'une calotte chromatique polaire, produite par refoulement de la chromatine sur la face opposée au pôle. Ici le pôle est manifestement la surface du contact avec la grande vacuole cytoplasmique V. Le noyau ne comporte qu'une seule grande vésicule claire *v*, qui le remplit presque tout entier.

Le cytoplasma présente aussi de place en place la vacuolisation générale due au gel; mais le plus souvent les vacuoles sont très petites. Une partie du cytoplasma de la cellule représentée dans la fig. 19 est largement vacuolisée (V). Dans la cellule de la fig. 20 on ne distingue guère qu'une grande vacuole.

Bien que nous n'ayons pas observé dans l'ovaire du *Leucoium* les stades ultimes de déformation, où la chromatine se rassemble en couronne équatoriale, les faits principaux que nous venons d'énumérer suffisent pour montrer que ces cellules réagissent vis-à-vis du gel d'une façon conforme à ce que nous ont appris les tissus d'autres végétaux.

Digitized by Google

OVAIRE DE TULIPE (*Tulipa Gesneriana* L.)

Dans les cellules de la paroi de l'ovaire de la Tulipe, le noyau normal est une masse sphérique ou ovoïde à contenu chromatique granuleux (Pl. 13, fig. 27), sans réseau distinct ; près de la surface on observe un gros nucléole, avec parfois un ou deux nucléoles plus petits. Ce noyau est généralement inclus dans un protoplasma abondant remplissant presque toute la cellule ; il n'y a pas ici de large vacuole cytoplasmique comme dans les cellules étudiées en premier lieu.

Les effets du gel sur ces cellules, quoique au premier abord assez différents de ce que nous avons vu jusqu'ici, sont cependant de même nature.

Le plus souvent, il y a vacuolisation du cytoplasma, qui devient tout à fait spumeux (Pl. 13, fig. 32, 33). Le noyau devient aussi très vacuolaire (fig. 28 à 32, 34 à 36) ; mais la formation de vésicules ne conduit pas à une structure régulière avec orientation des éléments nucléaires, comme c'était le cas précédemment. Le plus souvent le noyau gelé se présente comme une masse chromatique compacte prenant uniformément la matière colorante, sauf à l'endroit de vésicules intranucléaires qui ont un contour nettement délimité (Fig. 28, 32 et 34 de la Pl. 13). Mais parfois la vacuolisation est plus délicate et le noyau prend une structure écumeuse ; c'est un cas qui a été représenté dans la fig. 31 : on voit alors un réseau chromatique à mailles régulières avec légers épaississements aux nœuds.

Les vésicules nucléaires dues au gel sont de forme irrégulière et leur nombre peut être très variable. Tantôt on n'a qu'une seule grande vésicule centrale (fig. 36) ou pariétale (fig. 35), tantôt il y a à la fois de grandes et de petites vésicules (fig. 28, 34) ; tantôt enfin les vésicules sont petites et nombreuses (fig. 31). De tous ces cas, les plus significatifs sont les suivants :

Les fig. 29 et 30 représentent un même noyau ; vu en coupe optique (fig. 29), il montre trois vésicules, dont deux sont ouvertes à l'extérieur ; vu en perspective (fig. 30), il montre une quatrième vacuole, périphérique, s'ouvrant largement au dehors.

Digitized by Google

C'est une disposition analogue que présente le noyau de la fig. 34. Mais deux vacuoles principales opposées ayant éclaté au dehors, on a une sorte de couronne chromatique épaisse avec deux calottes incolores dont une seule est visible sur la figure. Le noyau acquiert dans ce cas particulier une symétrie bipolaire qui rappelle les cas analogues précédemment décrits ; et, bien que nous n'ayons pu, par suite de la position oblique du noyau, mettre en évidence ses relations avec des vacuoles cytoplasmiques voisines, nous sommes convaincus que les cellules d'ovaire de Tulipe ne font pas exception à la règle, et qu'il y a ici encore un lien étroit entre l'orientation des éléments nucléaires et la proximité de la surface libre des vacuoles.

Ce qui justifie cette manière de voir, ce sont quelques noyaux particulièrement favorables que nous avons réussi à retrouver dans le même tissu et qui appartiennent à des cellules peu riches en protoplasma (Pl. 13, fig. 35, 36). Là il existe une vacuole nucléaire unique ; dans la fig. 35 (coupe optique), elle est nettement en contact avec la vacuole cytoplasmique et semble près d'éclater, et le reste du noyau est constitué par une masse chromatique formant calotte unipolaire ; dans la fig. 36 (vue perspective) la chromatine est répartie en un réseau à mailles et à nœuds épais, mais dont la disposition unipolaire ne fait aucun doute.

En somme, malgré quelques différences tenant à l'abondance du protoplasma dans les cellules considérées, le parenchyme de la paroi de l'ovaire de la Tulipe présente les mêmes réactions vis-à-vis du gel que toutes les autres cellules étudiées. La vacuolisation du noyau est la règle, et la disposition des vésicules ainsi formées, par suite aussi celle des éléments nucléaires, est en relation directe avec la répartition du suc cellulaire dans la cellule.

(*A suivre*).

Digitized by Google

ESSAI SUR LA LOCALISATION DE LA DAPHNINE

CHEZ LE DAPHNE LAUREOLA

par M. W. RUSSELL (1).

Le *Daphne Laureola*, vulgairement appelé Lauréole, Laurier-Épurge, etc., est un sous arbrisseau à feuilles persistantes qui vit comme l'on sait dans les bois calcaires de l'Europe centrale et de l'Europe méridionale (2). C'est une plante vénéneuse (3) utilisée en thérapeutique pour ses propriétés vésicantes qui en font un succédané des extraits de cantharides (4). La partie employée est l'écorce de la tige (5) qui se trouve dans le commerce sous forme de lanières minces et flexibles (6). Cette écorce renferme de la Daphnine, une huile volatile, une résine acre, une matière colorante jaune, de l'acide malique et des substances protéiques (7).

Certains auteurs pensent que ce sont les matières oléagineuses et résineuses qui donnent aux *Daphne* leurs propriétés vésicantes ; d'autres au contraire, et parmi eux Dujardin-Beaumetz (8), admettent que la substance active est la Daphnine.

(1) Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Paris.

(2) Le *Daphne Laureola* est peu abondant dans la région parisienne ; il se rencontre entre autres localités, aux Andelys, à Écouen, à Malesherbes, dans la forêt de Carmelles près de Prêles et dans les environs de Dourdan (ferme des Jalots).

(3) Cornevin : *Des plantes vénéneuses et des empoisonnements qu'elles déterminent*, p. 163, Paris, 1887.

(4) D'après F. Fluckiger et D. Hanbury : *Histoire des Drogues végétales*, trad. de Lanessan, 1878, le *Daphne Laureola* est surtout employé en Angleterre ; en France, on se sert du Garou *(Daphne Gnidium)* et du Bois-Joli *(Daphne Mezereum)*. Le Garou appartient à la flore méditerranéenne. Le Bois-Joli vit dans les bois des montagnes.

(5) Sous le nom d'écorce on doit comprendre ici tous les tissus extérieurs au bois et renfermant par conséquent le liber.

(6) Dujardin-Beaumetz et Egasse : *Les plantes médicinales indigènes et exotiques*. Paris, 1883.

(7) Heraud : *Dictionnaire des plantes médicinales*. Paris, 1896.

(8) *Formulaire magistral de* Dujardin-Beaumetz, A. Gilbert et P. Yvon. Paris, 1897.

Digitized by Google

Cette question étant du domaine de la thérapeuthique, je n'ai pas cherché à la résoudre ; j'ai voulu seulement faire connaître dans quels tissus se localise la Daphnine ; accessoirement j'ai étudié la répartition des substances oléagineuses.

La Daphnine est un glucoside découvert en 1808 par Vauquelin (1) chez le *Daphne alpina* ; Gmelin et Baer (2) l'ont extrait plus tard de l'écorce du *Daphne Mezéreum* et lui ont donné la formule $C^{21} H^{24} O^{19} + 2 H^2 O$; Zwenger (3), en 1860, en a fait connaître les principales propriétés en même temps qu'il a indiqué le procédé d'extraction suivant : on broie dans un mortier de l'*écorce* fraîche cueillie au moment de la floraison puis on soumet à une longue digestion dans l'alcool au bain-marie ; l'extrait alcoolique est après évaporation mélangé avec de l'eau bouillante qui entraîne toute la Daphnine ; on ajoute de l'acétate de plomb pour éliminer les acides organiques, on filtre et l'on sature avec du sous-acétate de plomb qui s'unit à la Daphnine et forme un précipité. Le précipité, recueilli, est lavé à l'eau distillée et décomposé par l'hydrogène sulfuré qui ramène la Daphnine à l'état de solution aqueuse. La liqueur filtrée et évaporée en consistance sirupeuse laisse déposer au bout de quelques jours des cristaux prismatiques isolés ou bien groupés en sphéroïdes.

La Daphnine a une saveur amère, puis astringente ; elle est soluble dans l'alcool chaud, peu soluble dans l'eau froide, mais un peu plus dans l'eau chaude. Les alcalis caustiques la colorent en jaune d'or qui passe au rouge brun par exposition à l'air. Sous l'influence de l'acide sulfurique ou de l'acide chlorhydrique elle se dédouble en glucose et Daphnétine (4). L'acide acétique la dissout à chaud.

Pour décéler la présence de la Daphnine dans les cellules, il fallait trouver un réactif colorant approprié ; après de nombreux essais sur des cristaux obtenus chimiquement j'ai reconnu que le réactif qui donne les résultats les plus satisfaisants est l'iodure de potassium iodé (5). Ce réactif, mis en présence des cristaux de

(1) Vauquelin : *Ann. de Chimie*, LXXXIV, p. 174.

(2) Gmelin et Baer : *Diss. uber die Seidelbastreinde*, Tubingen, 1822.

(3) Zwenger : *Ann. der Chem. und Pharm.* CXV, p. 1, 1860.

(4) *Dictionnaire de Wurtz ; Dictionnaire de Dechambre ;* Beilstein : *Handbuck der organischen Chemie.* III, p. 580, 1897.

(5) Dragendorf : *Manuel de Toxicologie.*

Digitized by Google

Daphnine les dissout partiellement et la dissolution prend une teinte rose qui passe successivement à l'orange, au rouge carmin et enfin au rouge brun.

Si l'on effectue la réaction sur des tranches de tissus vivants on obtient, dans les cellules recélant de la Daphnine, une coloration orange ou rouge carmin qui tranche nettement sur la teinte brunâtre des matières protéiques ; si l'on a soin de ne plonger que quelques secondes les coupes dans le liquide colorant la réaction s'effectue avant que la coloration des autres substances du contenu cellulaire ait commencé à se manifester.

La coloration obtenue appartient bien à la Daphnine, car si l'on plonge préalablement les coupes dans un dissolvant tel que l'alcool tartrique (Méthode d'Errera) (1), le réactif iodé employé ensuite ne donne plus de coloration rouge.

En aucun cas, les matières oléagineuses n'offrent la réaction colorante de la Daphnine, elles restent d'ailleurs dans les cellules après l'emploi du dissolvant, et on peut facilement révéler leur présence à l'aide de la teinture d'Orcanette.

J'ai obtenu également la localisation de la Daphnine à l'aide du perchlorure de fer, du sulfate de fer, de l'acétate de plomb, de la potasse caustique, de l'acide sulfurique et de l'acide phosphomolybdique.

Le perchlorure de fer produit une coloration bleuâtre lorsqu'on le met en présence d'une solution concentrée de Daphnine (2) ; il n'agit que très faiblement sur les cristaux. Dans les tissus on observe une teinte ardoisée qui sous l'influence de la chaleur passe rapidement au mauve puis au brun.

Le sulfate de fer ne dissout pas la Daphnine en cristaux, mais forme un précipité très remarquable dans les cellules où ce glucoside est localisé. En présence du réactif on voit apparaître un grand nombre de sphérules à reflets rougeâtres qui bientôt vont se fusionner en sphères plus volumineuses ; ces sphères s'unissent les unes aux autres et finalement on ne trouve plus dans les cellules qu'un amas de couleur rouge brun.

L'acétate et le sous-acétate de plomb donnent une teinte jaune

(1) L. Errera : *Sur la distinction microchimique des alcaloïdes et des matières protéiques*. Mémoires de la Soc. Belge de Microscopie, 1889.

(2) Beilstein : *loc. cit.*

Digitized by Google

pâle qui passe quelquefois au brun clair ; la coloration ne persiste que très peu de temps. La potasse caustique communique une coloration jaune d'or très caractéristique. L'acide sulfurique fournit une coloration jaune soufre.

L'acide phospho-molybdique donne un précipité gris brunâtre.

J'ai entrepris de déceler microchimiquement la présence de la Daphnine dans les feuilles, les tiges, les racines et les fleurs.

Mes recherches ont été effectuées sur des échantillons recueillis au mois de janvier, un peu avant la floraison.

Feuille. — Les réactifs montrent que la Daphnine est localisée dans l'épiderme et dans la méristèle ; l'écorce n'en contient pas. L'épiderme du *Daphne Laureola* est formé de grandes cellules parallélipipédiques revêtues d'une épaisse cuticule. Un certain nombre de ces cellules, surtout sur la face supérieure de la feuille s'enfoncent profondément dans l'écorce et paraissent divisées en deux moitiés par une cloison tangentielle ; c'est alors dans la moitié externe que s'observe la glucoside (1). Lorsqu'on examine l'épiderme de face on peut constater que presque toutes les cellules renferment de la Daphnine. La méristèle est étalée en forme d'arc ; la région inférieure ou péricyclique de son peridesme ne contient pas de Daphnine, mais on en trouve dans sa région supérieure ou médullaire. Le liber possède de la Daphnine dans les cellules parenchymateuses qui accompagnent les tubes criblés (2).

Le bois n'en recèle que dans les étroits rayons qui séparent les séries des vaisseaux. Les coupes faites dans les bourgeons font voir que à l'état d'ébauches les feuilles renferment déjà de la Daphnine ; elle ne se rencontre d'abord que dans la région moyenne des mamelons foliaires, plus tard elle envahit l'épiderme où elle se montre en très grande abondance (vive coloration rouge carmin au moindre contact avec le réactif iodé), un peu avant l'épanouissement le glucoside se localise dans l'épiderme et la méristèle — il en reste pendant un temps assez long dans l'écorce de la portion basilaire.

(1) Il résulte d'ailleurs des recherches de Radlkofer (Monogr. der gattung Serjania 1875) de A. de Bary (*Vergleich anat.* 1877) et de M. Van Tieghem (Annales des Sc. Nat. 1893) que cette moitié externe représente la cavité cellulaire proprement dite ; l'autre moitié n'est pas autre chose que la face interne de la membrane considérablement épaissie, puis gélifère dans sa partie moyenne.

(2) Van Tieghem : *loc. cit.*

Digitized by Google

Tige. — L'épiderme de la tige contient de la Daphnine comme celui de la feuille ; après l'apparition du liège, d'origine épidermique comme on sait, la localisation s'effectue dans l'unique assise du phelloderme. Ce phelloderme n'est d'ailleurs pas autre chose que la portion de l'épiderme située en dedans de l'assise génératrice (1). L'écorce est dépourvue de Daphnine, mais la stèle en renferme abondamment dans le liber, les rayons ligneux et la zone périmédullaire (différenciée en liber interne).

Le liber primaire se compose de tubes criblés étroits, de larges cellules de parenchyme et de fibres non lignifiées — c'est dans ces cellules de parenchyme et dans les fibres que l'on trouve la Diaphnine. Dans le liber secondaire la localisation s'effectue en outre dans les rayons en éventail qui partagent ce tissu (2). En coupe longitudinale on remarque que les cellules à Daphnine sont généralement associées en files.

Les rayons ligneux 1-sériés, sont moins riches en Daphnine que les rayons libériens. Dans le liber périmédullaire la Daphnine se localise comme dans le liber externe.

Les cellules les plus jeunes du cône végétatif ne contiennent que peu de Daphnine, elles en acquièrent de plus en plus à mesure que de nouvelles formations les éloignent des cellules initiales ; quand les tissus commencent à se différencier, le glucoside s'accumule vers l'épiderme et vers les libers, mais il n'abandonne définitivement le parenchyme médullaire qu'au voisinage de l'insertion des feuilles les plus externes du bourgeon.

Racine. — La racine très riche en amidon, ne m'a paru renfermer chez les plantes étudiées, qu'une faible quantité de Daphnine; j'en ai décelé la présence à la périphérie de l'écorce et dans le liber des jeunes racines, mais dans les racines âgées, je n'ai pu avec précision en reconnaître l'existence.

Fleur. — Toutes les pièces florales (calice, androcée et gynécée) contiennent de la Daphnine ; le glucoside est réparti comme dans les feuilles avec prédominance cependant dans l'épiderme externe.

(1) Voici du reste comment s'effectuent les premiers cloisonnements : les cellules épidermiques se divisent en deux par une cloison tangentielle ; la moitié externe se dédouble à son tour et c'est la médiane qui devient génératrice.

(2) Van Tieghem : *Sur les Thyméléacées et les Penéacées.* Ann. Sc. Nat., 1893.

Digitized by Google

Les téguments de l'ovule en renferment et on en observe même dans le nucelle au voisinage de la chalaze.

On peut aisément obtenir la cristallisation de la Daphnine au sein même des cellules où elle est localisée : il suffit pour cela de faire séjourner les feuilles ou les tiges dans de l'alcool tartrique pendant environ 24 heures et de les soumettre ensuite à l'évaporation. Il faut avoir soin de ne pas prolonger trop longtemps le séjour dans l'alcool tartrique sinon la Daphnine est extravasée des cellules qui la recèlent et va cristalliser dans des tissus qui n'en renferment jamais à l'état adulte comme l'écorce et les vaisseaux du bois (1) ; on peut même parfois dans ce cas observer des cristaux dans les chambres sous stomatiques et sur l'épiderme au voisinage des ostioles.

La cristallisation de la Daphnine s'effectue également lorsqu'après avoir plongé quelques minutes les organes dans de l'eau bouillante on les porte ensuite dans de l'eau froide.

Les cristaux sont groupés en masses plus ou moins arrondies et affectent la disposition rayonnée que l'on observe dans les sphéro-cristaux d'Inuline.

Les prismes de Daphnine s'orientent quelquefois autour d'un noyau de matière résineuse qui se forme le long des parois cellulaires. Lorsqu'on examine de face un lambeau d'épiderme, on peut constater qu'un même sphéro-cristal peut occuper plusieurs cellules contiguës.

La présence de sphéro-cristaux chez les *Daphne* a déjà été signalée par M. Van Tieghem ; dans son étude sur les Thymiléacées et les Pénéacées (2) on lit en effet : « Quand la feuille a séjourné dans l'alcool pendant un certain temps, il se forme des sphéro-cristaux dans certaines cellules isolées ou groupées ;..... ces sphéro-cristaux se rencontrent dans l'écorce et l'épiderme de la tige, tout aussi bien que dans la feuille. »

Le savant botaniste n'insiste pas davantage sur ce sujet ; il ne semble d'ailleurs pas considérer ces cristaux comme caractéristiques puisqu'il dit plus loin que les *Daphne* de la section *Laureola* (3) ne possèdent pas de cristaux (4).

(1) Dans les bourgeons l'accumulation des cristaux est telle que les tissus en sont presque hypertrophiés.

(2) Van Tieghem : *loc. cit.*

(3) Les *Daphne* ont été divisés en cinq sections par Meisner (*Prodromus*, XIV, 1857).

(4) Les *D. pendula* et *involucrata* renferment dans l'écorce, les libers et la moelle des cristaux d'oxalate de calcium isolés ou groupés en macles.

Digitized by Google

Les matières oléagineuses se rencontrent dans tous les tissus, mais il m'a semblé que l'oléorésine est plus spécialement localisée dans les cellules à Daphnine.

En effet, lorsqu'on porte les coupes dans une étuve à 130° de façon à faire volatiliser les huiles essentielles et qu'on les plonge ensuite dans l'acétate de cuivre, la coloration vert émeraude caractéristique des oléorésines (1) ne s'observe que dans l'épiderme et la stèle.

La racine que nous avons vu ne contient qu'une faible quantité de Daphnine, ne possède également que peu de matières oléagineuses ; on en observe seulement quelques traces dans l'écorce et un peu plus dans le parenchyme scléreux du jeune bois.

En résumé, la Daphnine dans les organes adultes est localisée dans l'épiderme, les libers et les rayons ligneux des tiges et des feuilles ; elle se montre en faible quantité dans les racines. La Daphnine est toujours accompagnée de matières oléagineuses.

(1) Jadin : *Du siège des principes médicamenteux dans les végétaux*, p. 62, 63, 1894.

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE

PALÉONTOLOGIE VÉGETALE

PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1897-1900

par M. R. ZEILLER

J'ai résumé ici même, il y a environ quatre ans, les résultats des principaux travaux publiés de 1893 à 1896 dans le domaine de la paléontologie végétale ; peut-être eût-il convenu, à raison du nombre considérable des travaux de botanique fossile qui paraissent chaque année, de ne pas laisser écouler un aussi long délai avant de présenter aux lecteurs de la *Revue Générale de Botanique* un nouveau compte-rendu du même genre. Il m'a semblé cependant, puisque le siècle allait s'achever, qui avait vu naître et se développer la paléontologie végétale, qu'il était naturel d'en attendre la fin pour y fixer le terme de l'étape à parcourir et d'en comprendre la dernière année dans la présente Revue. Il ne saurait être question ici, quelque intéressant que pût être un coup d'œil rétrospectif d'ensemble, de résumer, même en s'en tenant aux plus saillants, les faits nouveaux qu'a révélés l'étude, commencée il y a quatre-vingts ans, des végétaux fossiles ; peut-être cependant n'est-il pas inutile de rappeler qu'elle a enrichi la botanique de notions importantes au point de vue anatomique aussi bien que morphologique, qui jettent un jour précieux sur le passé du monde végétal, et qui, en complétant les données fournies par les plantes actuellement vivantes, nous ont appris à mieux interpréter le sens et la valeur de certains caractères au sujet desquels nous ne possédions, avec ces dernières, que des renseignements incomplets. Je mentionnerai seulement, dans cet ordre d'idées, nos connaissances, de date relativement récente, d'une part sur la présence, chez un bon nombre de Cryptogames vasculaires des époques anciennes, d'un bois secondaire centrifuge constitué comme celui de nos Gymnospermes actuelles, et d'autre part sur l'hétérosporie de groupes aujourd'hui exclusivement isosporés, tels que les Équitésinées. Et si nous sommes loin encore d'être aussi documentés que nous pourrions le souhaiter sur les origines des principaux groupes du règne végétal et sur leurs relations génétiques mutuelles, du moins les combinaisons de caractères observées chez

Digitized by Google

certains types paléozoïques à affinités complexes semblent-elles de nature à nous fournir à cet égard de suggestifs enseignements.

Aussi bien divers paléobotanistes ont-ils jugé que le moment était venu, où l'on pouvait tenter de résumer les connaissances accumulées par trois quarts de siècle d'étude et d'en présenter l'ensemble sous une forme plus concise et plus élémentaire qu'on ne l'avait fait jusqu'ici, afin de les rendre plus aisément accessibles et d'en faciliter la diffusion. C'est à cette préoccupation que sont dus quelques ouvrages généraux, que je dois mentionner au début de ce compte-rendu, pour la suite duquel je conserverai d'ailleurs, à peu de chose près, le plan que j'avais adopté dans la précédente Revue.

I. — Ouvrages généraux

Dans son excellent *Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie* (1), M. Potonié s'est adressé à la fois aux botanistes et aux géologues, en donnant, pour les premiers, tous les renseignements morphologiques et anatomiques nécessaires, et pour les seconds toutes les indications utiles à la reconnaissance des niveaux au moyen des empreintes. S'attachant plus particulièrement toutefois à ce dernier point de vue et tenant compte de ce que l'étude des fossiles végétaux trouve ses principales applications géologiques dans la détermination de l'âge des formations paléozoïques et surtout des faisceaux de couches houillères, il n'a traité avec quelque détail que les groupes végétaux qui se montrent représentés aux époques anciennes de l'histoire du globe et dont les restes servent de base essentielle à ces déterminations, Cryptogames vasculaires et Gymnospermes, lesquels sont, du reste, les plus intéressants aussi pour les botanistes, les autres groupes n'offrant guère, à l'état fossile, que des formes peu différentes de celles que nous observons à l'état vivant.

Après avoir rappelé la succession des terrains qui composent l'écorce terrestre, M. Potonié consacre un intéressant chapitre à la discussion des principaux types d'empreintes problématiques qui se rencontrent dans les terrains anciens et sur la nature desquels on hésite encore, dans beaucoup de cas, à se prononcer entre des organismes véritables, des moulages de pistes d'animaux ou de simples empreintes mécaniques. Les Thallophytes et les Muscinées sont mentionnées brièvement, puis viennent les Fougères, traitées avec tous les développements que comporte leur importance paléobotanique, et à la suite desquelles l'auteur a réuni sous le nom, heureusement choisi, de Cycadofilicinées (*Cycadofilices*) les types éteints à caractères complexes, affines à la fois, semble-t-il, aux Fougères et aux Cycadinées,

(1) Dr. H. Potonié : *Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie mit besonderer Rücksicht auf die Beürfnisse des Geologen*. Berlin, F. Dümmler. 1897-99. In-8°, VII-VIII, 402 p., 3 pl., 355 fig.

Digitized by Google

et dont la place systématique ne saurait être encore précisée, faute de données suffisantes sur leurs appareils reproducteurs, tels que le genre houiller *Nœggerathia*, les Médullosées, les Lyginodendrées, les Protopityées. Il convient de mentionner, parmi les autres classes, la constitution d'un groupe spécial, sous le nom de *Protocalamariacées*, comprenant principalement les *Asterocalamites* du Dévonien et du Houiller, dans lesquels M. Potonié est porté à voir un type archaïque, représentant, avec ses feuilles à partition dichotomique et ses côtes n'alternant pas aux articulations, la forme ancestrale d'où seraient sorties d'une part les Sphénophyllées, et d'autre part les Calamariées. Après avoir dit quelques mots très brefs des Angiospermes, Monocotylédones et Dicotylédones, l'auteur discute les conditions dans lesquelles ont dû se faire les dépôts de combustibles minéraux et indique les caractères qui permettent de distinguer les dépôts allochtones, formés de matériaux transportés et flottés, des dépôts autochtones, formés sur place, par exemple à la manière des tourbes. Le dernier chapitre est consacré à l'exposé des principes qui servent de base à la détermination des étages géologiques d'après la constitution de la flore qu'ils renferment et à l'indication substantielle de la composition de la flore pour chacun de ces étages et pour leurs principales subdivisions, avec l'énonciation des genres et, s'il y lieu, des espèces les plus caractéristiques.

M. Potonié se montre, dans toute la partie botanique de l'ouvrage, particulièrement soucieux de la question de phylogénie et donne pour chaque groupe un intéressant schéma des filiations par lesquelles il présume qu'il a dû descendre de groupes antérieurs à organisation plus simple. C'est ainsi, par exemple, qu'il regarde les Fougères et les Muscinées comme devant provenir d'un groupe conjectural intermédiaire entre elles et les Algues à thalle dichotome, à raison notamment de la tendance à la division dichotomique des frondes que l'on observe chez bon nombre de Fougères paléozoïques, surtout des plus anciennes; la dichotomie régulière primitive aurait fait place à une dichotomie à branches inégales constituant un sympode, à laquelle a succédé la disposition pinnée normale. De la souche ancestrale des Fougères seraient sorties parallèlement les Fougères, les Cycadofilicinées, ancêtres des Cycadinées, le tronc commun d'où sont issues les Cordaïtées, les Ginkgoacées et peut-être les Taxacées, et enfin les Lépidophytes, souche à la fois des Lycopodinées, des Isoétées et des Conifères, ces dernières représentées à l'origine par des formes affines aux Araucariées, d'où seraient dérivées latéralement les Taxodinées, les Cupressinées et les Abiétinées.

M. Potonié est revenu, d'ailleurs, à plusieurs reprises, dans divers articles ou notes (1), sur ces questions d'évolution, particulièrement

(1) Voir notamment *Die metamorphose der Pflanzen im Lichte palaeontologischer Thatsachen*. Berlin. 1898. In-8°, 29 p., 14 fig.; et *Die morphologische Herkunft des pflanzlichen Blattes und der Blattarten* (Naturwiss. Wochenschrift, 1899).

Digitized by Google

en ce qui touche la différenciation progressive des membres de la plante : les Algues à thalle non différencié, sans distinction entre les parties qui portent les organes reproducteurs et celles qui servent à l'assimiliation *(trophosporosome)*, représenteraient le type primitif, auquel auraient succédé des plantes à axe défini, à membres latéraux servant à l'assimilation, mais portant encore les organes reproducteurs *(trophosporophylle)*, comme chez la plupart des Fougères ; après quoi les fonctions d'assimilation et les fonctions de reproduction se sont localisées sur des membres différents *(trophophylle* et *sporophylle)*, dont la spécialisation est allée en s'accentuant de plus en plus. En même temps les feuilles elles-mêmes se sont graduellement individualisées, après avoir pris part originairement à la constitution de la tige ou tout au moins de sa région périphérique par leurs bases indéfiniment persistantes *(péricaulome)*, comme chez beaucoup de Fougères, chez les Lépidodendrées et les Sigillariées. Enfin les organes appendiculaires des Stigmariées donnent l'idée d'une transformation des membres latéraux dans un autre sens, pouvant être considérés comme établissant un passage entre les feuilles et les racines, et l'axe qui les porte comme de nature à la fois caulinaire et radiculaire.

J'ajoute que M. Potonié, à l'exemple de MM. C. von Ettingshausen et Krasan, interprète les déformations accidentelles que présentent dans certaines conditions les plantes actuelles, comme constituant la manifestation d'une tendance régressive et représentant un retour vers des formes ataviques (1) : c'est ainsi qu'il compare les variations observées par M. Molliard sur les frondes du *Pteris aquilina* attaquées par un *Phytoptus*, à ce que l'on constate chez diverses Pécoptéridées paléozoïques, les *Callipteris* notamment, où des pennes homologues voisines se montrent inégalement développées et divisées, comme par suite de dichotomies à branches inégales ; de même les touffes adventives, observées par Giesenhagen, qui se développent sur le limbe du *Pteris quadriaurita* sous l'influence d'un Champignon du genre *Taphrina*, lui paraissent comparables, avec leurs petites frondes découpées en segments étroits irrégulièrement divisés, à la fois aux *Aphlebia* ou pennes hétéromorphes de diverses Fougères houillères et à certains *Sphenopteridium* ou *Rhodea* du Culm.

M. A.-C. Seward a commencé la publication, sous le titre de *Fossil Plants* (2), d'un ouvrage destiné à la fois aux géologues et aux botanistes, mais qui vise peut-être plus spécialement ces derniers, et qui est de nature à faciliter grandement aux étudiants l'accès de la paléobotanique, par son excellente ordonnance, par les détails très complets qu'il renferme pour chaque groupe sur les caractères morpho-

(1) H. Potonié : *Palaeophytologische Notizen. V. Pathologische Erscheinungen mit atavistischen Momenten* (Naturwiss. Wochenschrift, XIII, p. 409-413, 1898).

(2) A. C. Seward : *Fossil Plants, for students of botany and geology*. Vol. I. Cambridge, University Press. 1898. In-8°, xviii-452 p., 1 pl., 111 fig.

Digitized by Google

logiques et anatomiques des types vivants, enfin par sa précision et sa clarté, qui le feront apprécier de tous les lecteurs. La première partie, réservée aux Généralités, comprend un bref exposé des rapports de la paléobotanique avec la géologie et des services qu'elle peut rendre à celle-ci, suivi de l'indication des divers modes de conservation sous lesquels se présentent les végétaux fossiles, des difficultés qui résultent souvent des conditions particulières de fragmentation de leurs débris, et des causes d'erreur contre lesquelles il importe de se mettre en garde. Quelques mots sont en outre consacrés à la nomenclature et aux particularités qu'offre son application à la paléobotanique.

Dans la deuxième partie, qui est la partie systématique, l'auteur traite d'abord des Thallophytes, divisées en Péridiniales, Coccosphères et Rhabdosphères, Schizophytes comprenant les Schizophycées ou Cyanophycées et les Schizomycètes ou Bactériacées, Algues, Myxomycètes, Champignons et Charophytes ; ces divers groupes sont étudiés avec un remarquable esprit critique, en distinguant soigneusement ce qui peut être considéré comme définitivement acquis et ce qui reste encore douteux. Puis viennent les Bryophytes et les Ptéridophytes, ces dernières devant comprendre successivement les Équisétinées, les Sphénophyllées, les Lycopodinées et les Filicinées ; mais, de ces quatre groupes, les deux premiers sont seuls compris dans ce premier volume, et les deux autres ne seront traités que dans le suivant. On ne peut que souhaiter de voir la suite de l'ouvrage tarder le moins possible à paraître.

J'ai, à mon tour, cherché, en publiant un volume d'*Éléments de Paléobotanique*, à résumer succinctement pour les lecteurs français les résultats les plus essentiels actuellement acquis touchant les végétaux fossiles. Après deux courts chapitres, consacrés à l'examen des divers modes de conservation des débris végétaux, et aux principes qui ont servi de base à leur classification ainsi qu'à leur nomenclature, j'ai passé en revue les différents embranchements et classes, depuis les Thallophydes jusqu'aux Angiospermes, en insistant principalement sur les types éteints, sur ceux surtout dont l'étude, à raison de leur éloignement des types vivants, semble particulièrement de nature à étendre le champ de nos connaissances ; je me suis appliqué, le cas échéant, à signaler les lacunes qui restent encore à combler, les points qui demandent à être précisés ou éclaircis. C'est sous le bénéfice de semblables réserves que j'ai provisoirement rangé les Cycadofilicinées à côté des Fougères, à raison des affinités qu'elles semblent avoir avec elles tout en se rapprochant à différents égards des Cycadinées, me bornant, pour certains autres types, tels que les *Cingularia* et les *Cheirostrobus*, d'une part, les Poroxylées, les Cycadoxylées, les Dolérophyllées, d'autre part, à les laisser en dehors des cadres accoutumés, les premiers entre les

(1) R. Zeiller : *Éléments de Paléobotanique*. Paris, Carré et Naud; 1900. In-8°, 421, p. 210 fig.

Digitized by Google

Équisétinées et les Lycopodinées, les dernières entre les Cordaïtées et les Cycadinées, les renseignements que nous possédons à leur égard étant encore trop incomplets pour qu'on puisse tenter de les rattacher à telle ou telle classe de l'embranchement dans lequel leur place semble cependant marquée. Pour les Angiospermes, dont les représentants fossiles ne diffèrent pas sensiblement des formes vivantes et peuvent être presque tous rattachés à des familles, très souvent même à des genres actuels, je me suis borné à un exposé rapide des principaux faits constatés, en résumant, pour chaque famille, ce que l'on sait de son existence dans le passé, de la date de son apparition, des formes qui peuvent lui être rapportées.

J'ai passé en revue, en terminant, les flores des époques géologiques successives, en indiquant leur composition, les modifications qu'elles présentent d'un étage à l'autre, et dans quelques cas d'une région à l'autre du globe, depuis la période silurienne jusqu'à la période quaternaire, donnant en même temps sur les conditions climatériques correspondantes les renseignements qu'on peut déduire de la constitution même de ces flores.

Enfin, je me suis efforcé, dans un chapitre final, de dégager les conclusions auxquelles l'examen des faits observés est susceptible de conduire touchant la question des liens génétiques qui peuvent exister entre les divers types végétaux qui se sont succédé à la surface du globe. Il m'a paru ressortir de cet examen, abstraction faite de toute idée préconçue, que, si l'on observait, en remontant dans le passé, des chaînons plus nombreux, diminuant les intervalles qui existent aujourd'hui entre certains groupes, les séries n'en demeuraient pas moins discontinues et que dans la plupart des cas nous ne pouvions que présumer, d'après leur convergence apparente, la parenté des groupes même les plus voisins, sans pouvoir remonter à la souche commune ni préciser la filiation. C'est ainsi notamment que les Cycadofilicinées, les Cycadoxylées, les Poroxylées, semblent venir s'intercaler entre les Fougères et les Cycadinées, sans qu'on puisse pourtant, étant donné la coexistence des termes extrêmes et des termes intermédiaires dans les mêmes formations, affirmer que ces termes intermédiaires constituent réellement les étapes successives d'une évolution graduelle. J'ai montré en outre, en ce qui regarde les Angiospermes, comment les documents paléontologiques demeurent absolument muets sur la question de leur origine, et comment aussi les observations relatives aux formes spécifiques des genres les mieux connus peuvent, dans la plupart des cas, suivant le point de vue auquel on se place, s'interpréter en faveur de la constance de ces types spécifiques ou bien en faveur de leur modification graduelle, les variations constatées dans le passé demeurant en général comprises dans les mêmes limites que les variations actuelles, et celles-ci pouvant, d'autre part, être regardées si l'on veut, comme des récurrences de formes ataviques.

Digitized by Google

Il m'a paru néanmoins, tout en écartant les conceptions purement conjecturales auxquelles on est peut-être trop porté à faire appel, qu'il était impossible de méconnaître la signification et la portée des différentes observations qui militent en faveur de l'idée d'une évolution progressive, mais que cette évolution avait dû se faire, en général, par voie de modifications, non pas absolument graduelles et insensibles, mais assez rapides pour que nous ne puissions les prendre sur le fait. Je ne puis m'abstenir d'ajouter que les remarquables observations de M. Hugo de Vries sur les *Œnothera* me paraissent de nature à suggérer la même idée et à venir à l'appui de cette conclusion.

Enfin, M. D.-H. Scott a réuni, sous le titre de *Studies in fossil botany* (1), une série de leçons faites par lui dans ces dernières années, et consacrées spécialement à l'étude des types éteints que les botanistes ont le plus d'intérêt à connaître, à raison des différences qu'ils présentent par rapport aux types vivants et des compléments qu'ils apportent à nos connaissances. C'est ainsi qu'il traite successivement dans ce volume, en s'attachant surtout au point de vue anatomique, les Équisétinées, les Sphénophyllées, les Lycopodinées, les Fougères, auxquelles il rattache les Botryoptéridées, ainsi que je l'ai fait moi-même, les Cycadofilicinées (Lyginodendrées, Cycadoxylées, Protopityées, Médullosées et Cycadoxylées), les Poroxylées et Cordaïtées, et les Gymnospermes mésozoïques : Cycadées et Bennettitées, Conifères, Ginkgoacées. Dans le chapitre final, consacré aux résultats généraux qui se dégagent de cette étude, l'auteur fait ressortir les liens que quelques-uns des types étudiés semblent établir entre certaines des classes actuelles, les Sphénophyllées, par exemple, dans lesquelles il comprend le genre *Cheirostrobus*, offrant des affinités avec les Équisétinées d'une part et avec les Lycopodinées d'autre part; par contre, les Fougères lui semblent demeurer assez nettement séparées des autres classes de Cryptogames vasculaires, aucun terme nettement intermédiaire entre elles et ces dernières n'ayant encore été observé; mais c'est à elles que paraissent bien positivement se rattacher les Gymnospermes, à en juger par les combinaisons de caractères que l'on constate chez les Cycadofilicinées et qui ne permettent guère de douter que les Cycadinées soient descendues des Fougères. D'un autre côté, les analogies que les Cordaïtées présentent d'une part avec les Cycadinées, d'autre part avec les Conifères, et peut-être à certains égards avec les Ginkgoacées, semblent plaider en faveur d'une origine commune pour les différentes classes de Gymnospermes. M. Scott insiste néanmoins, en terminant cette remarquable série d'études, sur la complexité extrême de ce problème des origines et sur le soin que nous devons avoir, tout en cherchant à tracer un plan schématique de l'édifice, de ne pas nous abuser sur la valeur de nos reconstitutions.

(1) D.-H. Scott : *Studies in fossil botany*. Londres, Adam et Charles Black; 1900. In-8°, XIII-531 p., 151 fig.

Digitized by Google

Je mentionnerai encore, comme ayant un caractère général et ne pouvant trouver place dans les chapitres qui vont suivre, l'exposé substantiel qu'a fait M. Potonié, dans les *Natürliche Pflanzenfamilien* d'Engler, de ce que nous savons sur les représentants fossiles des Fougères, des Équisétinées, des Lycopodinées (Psilotacées, Lycopodiacées, Sélaginellacées, Lépidophytinées), ainsi que sur les Sphénophyllées et sur les Bennettitées. Tous les genres fossiles de Fougères, notamment, aussi bien ceux établis sur des tiges, des rhizômes ou des pétioles, que ceux établis sur des frondes stériles ou correspondant à des types de fructification, y sont soigneusement passés en revue, réunis ainsi en un répertoire complet, qui sera très utilement consulté. L'auteur s'est trouvé dans ce travail en présence d'une difficulté particulière, provenant des doubles emplois assez nombreux qu'il a relevés et dont les Lois de la nomenclature lui commandaient de faire justice (1) : il semblait pénible cependant d'abandonner des noms génériques aussi familiers aux paléobotanistes et aux géologues que ceux, par exemple, de *Neuropteris*, d'*Odontopteris*, de *Callipteris*, par respect pour une application antérieure à des types vivants pour lesquels ces noms sont depuis longtemps tombés en désuétude, avec raison le plus souvent, comme étant eux-mêmes primés par d'autres plus anciens. Aussi M. Potonié s'est-il fait scrupule de débaptiser ces genres fossiles, et pour parer à tout risque de confusion dans les cas où l'on pourrait se demander s'il s'agissait de plante fossile ou de plante vivante, il a proposé de faire précéder le nom du genre fossile de la lettre *p*, abréviation du préfixe *Palæo*, et d'écrire *p— Neuropteris*, *p— Odontopteris*, *p— Callipteris*, étant entendu d'ailleurs que cet artifice devient superflu dans les travaux de paléobotanique pure, où l'on sait d'avance, sans qu'il y ait besoin de le spécifier, qu'il s'agit uniquement des genres fossiles ainsi nommés et non de leurs homonymes possibles de la flore actuelle.

Un dernier travail me reste à citer dans le présent chapitre, à savoir l'étude qu'a faite M. J. Felix (2) des conditions de fossilisation des tissus végétaux. Le plus souvent la minéralisation n'offre pas de relations, au point de vue de la disposition de l'édifice cristallin, avec la structure végétale : on constate, sur des coupes minces, l'existence de plages diversement orientées, dont les limites sont indépendantes de la division du tissu en cellules ; mais M. Felix a reconnu qu'il n'en est pas toujours ainsi : quelquefois, notamment dans certains bois opalisés du Tertiaire de Hongrie, chaque élément, cellule ou trachéide, possède sa minéralisation propre, ayant, tantôt ses parois transformées en

(1) H. Potonié : *Palaeophytologische Notizen. IX. Zur Nomenclatur des Fossilien* (Naturwiss. Wochenschrift., XV, p. 313-314 ; 1900).

(2) J. Felix : *Untersuchungen über den Versteinerungsprocess und Erhaltungszustand pflanzlicher Membranen* (Zeitschr. deutsch. geol. Ges., XLIX, p. 182-192 ; 1897).

Digitized by Google

quarz cristallin et sa cavité centrale remplie d'opale amorphe, tantôt ses parois amorphes et le centre cristallisé. Dans le premier cas, on constate en général que les axes d'élasticité optique sont orientés comme dans les membranes cellulaires des bois vivants, c'est-à-dire avec le grand axe de l'ellipse parallèle aux parois des trachéides, ainsi que cela a lieu du reste constamment dans les « sections de bois bitumineux » des lignites. Très rarement on observe, chez les bois opalisés, l'orientation inverse, le grand axe normal aux parois ; cependant M. Felix en a rencontré des exemples. Au contraire, cette orientation inverse est la règle chez les bois silicifiés proprement dits, du moins chez les échantillons, extraordinairement rares d'ailleurs, de ces bois qui montrent une orientation des éléments cristallins en apport avec la direction des parois cellulaires.

L'auteur constate que les bois silicifiés du Tertiaire sont tantôt des bois opalisés, tantôt des bois silicifiés proprement dits, formés de silice anhydre cristalline, tandis qu'on ne connaît pas de bois opalisés pré-tertiaires, d'où il présume qu'une partie des bois silicifiés antérieurs au Tertiaire n'ont dû arriver à leur état actuel que par une modification moléculaire graduelle de la silice, qui, de l'état primitif d'opale, est parvenue à l'état de quartz en perdant son eau et devenant en même temps cristalline. Enfin, la plupart des bois silicifiés se trouvant dans des roches perméables, grès ou tufs volcaniques, il est porté à penser que la silicification doit être attribuée à la circulation dans ces roches d'eaux chargées de silice, probablement à l'état de dissolution très étendue. Il fait observer notamment qu'on ne connaît aucun bois quaternaire complètement silicifié, c'est-à-dire offrant non seulement les vides des cellules remplis par de la silice, mais les membranes cellulaires elles-mêmes silicifiées; il faut, pour en trouver, remonter au moins jusqu'au Pliocène, ce qui semble attester l'excessive lenteur de la silicification.

(A suivre).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

PUBLIÉS

SUR LES MUSCINÉES

DEPUIS LE 1er JANVIER 1895 JUSQU'AU 1er JANVIER 1900 *(Suite)*

ITALIE

M. MASSALONGO (1) s'est livré plus particulièrement à l'étude des espèces italiennes du genre *Jungermannia*. Il en décrit 26 espèces et variétés et donne une table dichotomique.

Lombardie. — M. RÖLL (2) explorant le Monte Caprino, y a découvert le *Weisia falcata* Kindb. n. sp. voisin du W. *calcarea* C. Muell.

M. C. WARNSTORF (3) fait quelques remarques critiques à propos des *Webera calcarea* et *Philonotis crassicostata* des environs du lac de Côme.

Une nouvelle espèce découverte par M. Artaria, près du lac de Côme, est décrite par M. THÉRIOT (4) *Pseudoleskea Artariæi.*

M. RODEGHER (5) donne une liste des Hépatiques des environs de Bergame. Ce sont ses récoltes et celles du Dr Lorenzo Rota qui sont au musée de la ville. La liste comprend 145 espèces : *Alicularia Rotæana* de Not., *Jungermannia Laurentiana* de Not. et *J. tersa* y sont largement décrits.

Une Hépatique nouvelle des environs du Lac Majeur, trouvée par M. Levier : *Riccia ligula*, est décrite par M. STEPHANI (6).

Ajoutons pour cette province une note de M. FARNETI (7) dont je n'ai pu avoir connaissance : *Bryologia insubrica : Prima contribuzione; Muschi della provincia de Brescia* (Atti dell Istituto bot. dell Univ. de Pavia, 1897, p. 129).

(1) C. Massalongo : *Le specie italiana del genere* Jungermannia (Atti della Soc. Veneto-Trentina di Sc. nat., 1895).

(2) N. C. Kindberg et Röll : *Excursions bryologiques en Suisse et en Italie.* (Bull. della Soc. bot. Ital., 1895).

(3) C. Warnstorf : *Micellen aus den europaischen Moosflora* (Allg. bot. Zeitschrift für Systematik... Beihefte, p. 28-43).

(4) J. Thériot : Pseudoleskea Artariæi *sp. n.* (Rev. bryol., 1898, p. 11-13).

(5) Rodegher : *Elenco delle Epatiche della provincia di Bergamo* (Nuov. gior. bot. ital., 1896, p. 423).

(6) F. Stephani : *Species Hepaticarum* (Bull. de l'Herb. Boissier, 1898, p. 309 et 399).

(7) C. Massalongo : *Novita della flora briologica del Veronese* (Bull. della Soc. bot. ital., 1896, p. 209-211).

Digitized by Google

Vénétie. — M. Massalongo publie une liste de vingt-deux espèces qu'il estime nouvelles ou inédites pour les environs de Vérone. Comme raretés on peut citer : *Buxbaumia indusiata* et *Fissidens pusillus.*

Parme. — A citer seulement un travail de M. C. Avetta, dont je ne connais pas la teneur : *Flora crittogamica della provinzia di Parma, I. Epatiche, Muschi* (Malpighia, XI, p. 181-197).

Toscane. — M. Massalongo (1) indique la découverte faite par M. Levier, aux environs de Florence du *Cephalozia imtegerrima* Lindb. Hépatique du Nord de l'Europe (Russie et Norwège).

M. Levier (2), dans une note intéressante, indique qu'il a retrouvé aux environs de Florence du *Marchantia paleacea* à la place où Micheli l'avait découvert autrefois. Il en donne une description détaillée et un aperçu de la distribution géographique.

M. Stephani (3) a publié plusieurs Hépatiques nouvelles pour les environs de Florence : *Riccia Radiana* Jack et Levier, *R. commutata* Jack., *R. macrocarpa* Jack et Levier.

Marches.— M. Grilli (4) a publié un Catalogue complet des Muscinées connues jusqu'à ce jour dans la région picénienne, 124 Mousses et 10 Hépatiques sont citées.

Ces plantes ont été observées en partie par l'auteur, en partie par d'autres botanistes qui l'ont précédé.

Environs de Rome.— Deux notes ont paru sur cette province (l'une de M. U. Brizi (5) et l'autre de M. Béguinot (6).

Pouille. — Cette province était à peu près inexplorée au point de vue bryologique et la flore des Mousses n'avait jamais fait le sujet d'un travail un peu étendu. M. Massari (7) nous expose d'abord l'aspect de la région. C'est un territoire planté de vignes et d'oliviers avec aussi des céréales et quelques bois. Les terrains calcaires y sont surtout abondants. L'altitude ne dépasse pas 686 m. L'auteur cite pour cette région 105 Mousses et 2 Sphaignes.

(1) Massalongo : *Sulla scoperta in Italia della* Cephalozia integerrima S.-O. Lindb. (Bull. della Soc. bot. ital., 1898, p. 250).

(2) E. Levier : *La* Marchantia paleacea *ritrovata à Firenze* (Bull. della Soc. bot. ital. 1899, p. 128-130).

(3) F. Stephani : *Species Hepaticarum* (Bull. de l'Herb. Boissier, 1898, p. 309 et 379).

(4) C. Grilli : *Muscineæ in regione picena lectæ* (Bull. della Soc. bot. ital. 1896, p. 158-166).

(5) U. Brizi : *Studi sulla flora briologica del Lazio* (Malpighia, 1898, p. 349-386.)

(6) A. Béguinot : *Prima contribuzione alla briologia romana* (Bull. della Soc. bot. ital. 1897, p. 75-82).

(7) M. Massari : *Contribuzione alla briologia pugliese e Sarda* (Nuovo. giorn. bot. ital. 1897, p. 317-352)

Digitized by Google

Calabre. — Cette région essentiellement montagneuse (entre 1,000 et 2,248 m.) présente une grande variété de terrains, appartenant à tous les âges. Sa flore bryologique doit être riche, mais elle est peu connue. M. Micheletti (1) a récolté aux environs de Catanzaro 53 espèces ou variétés dont 13 sont nouvelles pour la province. M Casali (2) cite aussi 33 espèces recueillies aux environs de Reggio.

Sicile. — M. le Prof. Lanza a découvert aux environs de Palerme, le *Plagiochasma Rousseliana* en fruits, Hépatique africaine décrite autrefois par Montagne. C'est M. Massalongo (3) qui fait part de cette bonne découverte.

M. Stephani (4) a décrit deux Hépatiques nouvelles de Sicile trouvées par M. Levier : *Riccia atromarginata* et *R. insularis*.

Sardaigne. — M. Massari (5) a publié une liste de 123 Mousses recueillies par M. Martelli dans cette île. Une espèce est inédite : *Orthotrichum Arcangelinum*, décrite et figurée dans une planche.

Portugal

Une note de M. Warnstorf (6) sur la bryologie de ce Royaume est à citer : Elle donne les résultats des recherches du Dr Matz aux environs de Cintra, Coimbre et Bussaco. Les récoltes comprennent 6 Hépatiques et 36 Mousses. Une espèce nouvelle: *Dicranella Lusitanica* est décrite. Elle est voisine du *D. heteromalla*.

M. Stephani (7) décrit deux espèces nouvelles d'Hépatiques du Portugal : *Riccia Lusitanita* et *Riccia minutissima*.

Espagne

Comme on connaît très peu la bryogéographie de ce pays, toute note concernant ce sujet a une certaine importance. C'est surtout au

(1) L. Micheletti : *Flora di Calabria. Prima contribuzione. Muscinee* (Bull. della Soc. bot. ital. 1895, p. 169-196).

(2) C. Casali : *Aggiunte alla flora crittogamica del Reggiano* (Bull. della Soc. bot. ital. 1899, p. 93.

(3) C. Massalongo : *Sopra una Marchantiacea da aggiungersi alla flora europea.* (Bull. della Soc. bot. ital., 1895, p. 154-156).

(4) J. Stephani : *Species Hepaticarum.* (Bull. de l'Herb. Boissier, 1898, p. 309 et 399.

(5) M. Massari : *Contribuzione alla bryologia pugliese e Sarda* (Nuovo. giorn. bot. ital., 1897, p. 317-352.)

(6) C. Warnstorf : *Bryologische Ergebniss des wissenschaftliche Reise der Oberstabsartzes Dr Matz in Magdeburg durch die iberische Halbinsel in der Zeit von Anfangs Marz bis mitte Mai 1899* (Œsterr. bot. Zeitschrift, 1899, p. 326-400).

(7) F. Stephani : *Species Hepaticarum.* (Bull. de l'Herb. Boissier, 1898, p. 309 et 499).

Digitized by Google

Dr Levier, au professeur Schimper et au professeur de Solms-Laubach qu'on doit une certaine connaissance des Mousses d'Espagne. Le Dr Dieck a recueilli un certain nombre de Mousses en 1892, qui ont été étudiées par M. Röll (1). Parmi ces Mousses, il faut citer l'*Orthotrichum Baldaccii* Vent et Dott, découvert récemment dans le Monténégro. Est inédit *Brachythecium Dieckii*, voisin du *B. nanopes* C. M. et Kindb., du Canada, et qui ne serait peut-être pas à séparer du *B. populeum* Br. eur.

M. Von Hohnel (2) a surtout exploré les hauts sommets de la Sierra Nevada et en a rapporté plusieurs espèces intéressantes.

Serbie

M. Matouschek (3) a examiné les récoltes faites dans ce pays en 1890-1891 par G. Illie, aux environs de Leskawatz et du Lac Vlasina. Les espèces les plus intéressantes sont : *Orthotrichum rupestre*, *Bryum capillare* var. *flaccidum*, *Actrihum undulatum* var. *minor*, *Thuidium dubiosum* (en fruits), *Th. Philiberti*, *Brachythecium velutinum* var. *condensatum* (en fruits).

(1) J. Röll : *Beitrag zur Moosflora von Spanien* (Hedwigia, 1897, p. 37-42).

(2) Fr. von Höhnel : *Beitrag zur Kenntniss der Laubmoosflora der Hochgebirgstheiles der Sierra-Nevada in Spanien* (Sitz. der K. Akad. der Wiss. in Wien. 1895. CIV, p. 297-336).

(3) F. Matouschek : *Beitrag zur Mooskeunniss von Süd-Serbien* (Varhandl. der briol. zool. bot. Geselsch. in Wien, 1899).

(*A suivre*). L. Géneau de Lamarlière.

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE PHYSIOLOGIE ET DE CHIMIE

VÉGÉTALES

PARUS DE 1893 à 1900 (*Suite*)

Laurent, Marchal et Carpiaux (1) ont essayé de préciser le rôle de la lumière sur l'assimilation des nitrates et de l'ammoniaque par les plantes supérieures.

Pour cela ils se servaient de tiges de Pommes de terre coupées, vertes ou étiolées, et de feuilles détachées dont le pétiole était plongé dans des solutions nutritives. On déterminait sur un échantillon l'azote total et l'azote ammoniacal avant l'expérience; puis un premier lot était placé dans une solution à 2 p. 1000 de sulfate d'ammonium, un deuxième dans une solution à 2 p. 1000 de nitrate de potassium : l'une et l'autre solutions renfermaient en outre du sulfate de potassium, de magnésium et de calcium à 0,5 p. 1000 et 4 p. 100 de saccharose; un troisième lot était placé dans l'eau. Les plantes ainsi préparées étaient placées à la lumière ou à l'obscurité pendant quelques jours. A la fin de l'expérience on dosait de nouveau l'azote total et l'azote ammoniacal, et par différence, l'azote organique.

Voici maintenant quels furent ces résultats :

A l'obscurité, il n'y a plus de transformation d'azote ammoniacal ou nitrique en azote organique; toutefois une petite quantité d'azote nitrique se transforme d'abord en azote ammoniacal dans les tissus de la plante.

A la lumière, des tiges d'Asperges à peu près privées de chlorophylle assimilent l'azote nitrique et mieux encore l'azote ammoniacal. Les feuilles vertes assimilent l'azote nitrique mieux que l'azote ammoniacal tandis que c'est le contraire qui a lieu pour les feuilles blanches.

A l'obscurité les feuilles blanches d'*Acer Negundo* n'assimilent pas l'azote ammoniacal et les feuilles vertes n'utilisent pas les nitrates pour élaborer des matières organiques azotées.

(1) Laurent, Marchal et Carpiaux : *Recherches expérimentales sur l'assimilation de l'azote ammoniacal et de l'azote nitrique par les plantes supérieures* (Bull. de l'Aca. roy de Belgique, 3e série, t. XXXII. 1896. p. 815.)

(2) Godlewsky : *Zur Kenntniss der Eiweissbildung aus Nitraten in der Pflanzen* (Anzeig. d. Akad. d. Wiss. in Krakau 1897-Mars).

Digitized by Google

Il n'y a pas d'assimilation de l'azote nitrique par les feuilles vertes de la Betterave et de l'*Acer Negundo* sous les solutions de bichromate de potasse et de sulfate de quinine. Cette assimilation est très active sous la solution de sulfate de cuivre et sous l'eau. Ce sont donc les rayons ultra-violets qui interviennent dans cette assimilation.

Avec les feuilles panachées de cette espèce d'Érable, il n'y a qu'une assimilation minime de l'azote ammoniacal et peut-être celle-ci est-elle nulle sous les solutions de bichromate de potassium et de sulfate de quinine : sous l'eau, elle est considérable. L'assimilation de l'ammoniaque est donc stimulée par les rayons ultra-violets.

En définitive, pour les auteurs précédents, l'assimilation des nitrates n'a pas lieu chez les plantes supérieures à l'obscurité ; elle exige pour s'accomplir l'intervention des rayons ultra-violets.

Pour les sels ammoniacaux, l'influence des mêmes rayons est sûrement prédominante et l'intervention de la chlorophylle n'est pas necessaire.

L'assimilation de l'acide nitrique donne lieu à une production intérimaire d'ammoniaque.

Ainsi donc la radiation solaire ne donne pas seulement aux plantes supérieures l'énergie nécessaire à la synthèse des matières hydrocarbonées (1) ; elle est aussi indispensable à la production par ces végétaux, des albuminoïdes de la matière vivante.

Godlewsky, opérant sur des plantules de Blé, a observé qu'elles emmagasinent les nitrates dans leurs tissus, quelles que soient les conditions d'éclairement. Mais la transformation en matières protéiques ne peut se produire qu'à la lumière ; elle peut même s'effectuer dans une atmosphère privée d'acide carbonique, où, par conséquent, la fonction chlorophyllienne est supprimée.

L'élaboration des substances albuminoïdes et l'assimilation du carbone sont donc deux phénomènes tout à fait indépendants. C'est contraire à l'opinion de Saposchnikow, mais c'est conforme à celle de Laurent, puisque l'assimilation des nitrates et de l'ammoniaque exige uniquement l'intervention des rayons ultra-violets, laissant de côté ceux qui sont efficaces dans la fonction chlorophyllienne.

On voit donc que les avis sont partagés sur les conditions dans lesquelles s'effectue l'assimilation de l'azote minéral. Müntz, Franck, Kinhosita, Hansteen admettent qu'elle peut se faire à l'obscurité, mais

(1) Saposchnikow : (*loc. cit.*) admettait que le premier produit de la photosynthèse est représenté par des matières azotées et que les hydrates de carbone qui servent encore à la mesure de l'intensité de l'assimilation sont des produits de dédoublement secondaires. Mais, d'après ses propres recherches, on pourrait dire aussi que les hydrates de carbone sont les produits immédiats de l'assimilation et que les matières azotées résultent d'une synthèse qui suit de très près ce phénomène.

Digitized by Google

qu'elle est stimulée par les radiations solaires (1). Pagnoul, Laurent, Godlewsky, pensent qu'elle se produit exclusivement à la lumière, sous l'influence des rayons ultra-violets.

Intervention de l'azote libre dans la végétation. — Aux sources précédentes d'azote que nous venons de passer en revue, il faut ajouter encore l'*azote libre*.

Boussingault a le premier remarqué, en suivant les pérégrinations de l'azote des engrais pendant toute une série d'assolements, que la somme de l'azote total des récoltes est supérieure à l'azote confié à la terre et que d'autre part, le stock en réserve, loin de diminuer, augmente parfois dans des proportions considérables.

Schlœsing, dans ses recherches sur la circulation de l'ammoniaque dans l'atmosphère et dans les eaux, a admis que les nitrates entraînés par les eaux de drainage dans les fleuves et dans la mer, sont absorbés par les Algues. Les débris de ces plantes accumulés au fond des mers se décomposent lentement et dégagent de l'ammoniaque qu'absorbent ensuite les végétaux.

On sait comment Georges Ville, puis Hellriegel et Willfarth montrèrent que les Légumineuses sont capables d'assimiler l'azote libre de l'atmosphère, comment Berthelot, dès 1885, fut amené à admettre que des microorganismes du sol sont aussi des agents fixateurs d'azote libre. Schlœsing fils et Laurent, en 1892, ont trouvé que certaines Algues, comme des Nostocs, communes à la surface de la terre végétale peuvent aussi fixer l'azote gazeux.

Mais Kossowitch (2) a pu montrer que les Algues seules ne fixent pas l'azote, il faut qu'elles vivent en symbiose avec des Bactéries.

Ses recherches ont porté sur des *Stichococcus Cystococcus* qui, dans des cultures pures ont été inactifs vis-à-vis de l'azote libre. Il en a été de même pour le *Micrococcus vaginatus*. Mais lorsqu'il y a mélange avec les diverses Bactéries du sol il y a gain d'azote sans qu'il soit possible d'attribuer à un organisme particulier l'action fixatrice. Pour l'auteur, les Algues seraient en relation avec la fixation de l'azote mais à la lumière seulement et d'une façon indirecte, c'est-à-dire qu'elles fourniraient des hydrates de carbone aux Bactéries fixatrices. En effet dans des cultures impures, et en présence de sucre, la fixation est plus considérable qu'en l'absence de cet aliment. Cette opinion concorde avec l'observation de Berthelot d'après laquelle un sol ne peut fixer

(1) Mazé dans ses recherches a obtenu des résultats qui lui permettent de se ranger à l'opinion des auteurs précédents. Voir son excellent petit ouvrage sur l'*Évolution du carbone et de l'azote dans le monde vivant* (Paris. Carré et Naud. Encyclopédie Scientia-1899), auquel nous avons fait de nombreux emprunts.

(2) Kossowitch : *Untersuchungen ueber die Frage ob dié Algen freien Stickstoff fixieren.* Bot. Zeit. 97. 1894.

Digitized by Google

l'azote que jusqu'à une certaine limite qui dépend de sa richesse en matériaux hydrocarbonés.

Elle concorde également avec les résultats obtenus par WINOGRADSKY (1) sur l'assimilation de l'azote libre de l'atmosphère par les microbes, et, par MAZÉ (2), sur les Bactéries des nodosités des Légumineuses.

Winogradsky est parti, dans ses travaux, de l'idée originale que voici : s'il y a dans le sol des microorganismes capables d'assimiler l'azote libre, ils doivent le faire dans des milieux dépourvus d'azote combiné si toutefois on leur donne à consommer des substances qui, en se décomposant, dégagent de la chaleur, c'est-à-dire des substances endothermiques, comme les sucres par exemple.

En ensemençant de la terre dans un de ces milieux, l'auteur a pu isoler un microbe très répandu qu'il a nommé *Clostridium Pasteurianum* et qui est anaérobie. Ce microbe, placé dans un liquide qui renferme de l'oxygène ne peut pas se développer ; mais si, à côté de lui, une espèce aérobie absorbe ce gaz, il se multiplie alors rapidement. La présence d'une trace d'azote combiné favorise la mise en train en permettant l'absorption rapide de l'oxygène par les espèces aérobies.

Des cultures pures de *Clostridium* dans lesquelles barbote un courant d'azote fixent des quantités élevées de ce gaz surtout si l'on y ajoute des doses considérables de glucose. Les résultats les plus favorables montrent qu'il faut 1000 parties de glucose pour fixer une partie et demie d'azote. Cette disproportion des termes s'explique par ce fait que la désagrégation de la molécule de sucre est incomplète; il y a en effet des résidus de fermentation parmi lesquels l'acide butyrique qui renferme encore une assez grande part de l'énergie du glucose.

Il semble bien toutefois, qu'il y ait dans le sol des Bactéries autres que le *Clostridium* capables de fixer l'azote atmosphérique. On ne peut admettre, dit Mazé, que dans une mince couche de sable, bien aérée, traversée en partie par un courant d'oxygène lent résultant de la décomposition de l'acide carbonique par la chlorophylle des Algues, le *Clostridium* puisse prospérer ; la fixation de l'azote constatée dans de telles conditions est bien due à des microbes aérobies, capables de se développer dans un milieu renfermant une certaine quantité d'azote initial et de l'enrichir en azote combiné si on leur fournit du sucre.

Les résultats de Kossowitch et de Winogradsky donnent de la solidité à l'hypothèse de Duclaux relative à la fixation de l'azote par les microbes des nodosités des Légumineuses. Duclaux admettait que les Bactéries des nodosités reçoivent de la Légumineuse les substances

(1) Winogradsky : *Assimilation de l'azote libre de l'atmosphère par les microbes* (Arch. Soc. biol. de St-Pétersbourg III ; n° 4 ; 1895).

(2) Mazé : *Les microbes des nodosités des Légumineuses*. Thèse de Doctorat, Paris, 1898.

Digitized by Google

hydrocarbonées dont elles sont avides et lui restituent en retour une substance azotée élaborée aux dépens de l'azote gazeux.

Deux méthodes, écrit Mazé, s'offraient aux expérimentateurs pour résoudre cette question. La première consiste à placer la Bactérie dans des milieux privés d'azote combiné, mais pourvus de tous les autres éléments nécessaires à la vie, sans oublier les hydrates de carbone dont nous avons proclamé plus haut l'influence bienfaisante ; si, au bout de quelque temps, on trouve des quantités mesurables d'azote combiné dans les milieux de culture, on en conclura que la Bactérie est capable de s'alimenter aux dépens de l'azote gazeux.

La seconde méthode consiste dans la culture du microbe en un milieu renfermant de l'azote combiné ; pour savoir s'il y a gain d'azote, il suffit de déterminer la quantité fournie au début et la quantité retrouvée à la fin de l'expérience.

Or ces deux méthodes n'ont pas donné de résultats positifs. Cela tient sans doute à ce que l'on a négligé, dans les milieux artificiels une ou plusieurs des conditions qui sont réalisées dans la plante.

La Bactérie des Légumineuses trouve des matières hydrocarbonées dans les nodosités ; elle y trouve aussi des matières azotées qu'elle consomme probablement, car si elle avait été capable de proliférer dans un milieu dépourvu d'azote combiné, Winogradsky, qui, comme nous l'avons vu plus haut, a étudié les microbes du sol dans leurs rapports avec la fixation de l'azote, l'aurait rencontrée dans ses cultures. Cela n'étant pas, il devenait probable que, par ses exigences, la Bactérie se rapproche de celles qui se développaient en présence des Algues dans les expériences de Kossowitch.

Enfin, dans les racines, les microbes des Légumineuses sont abondamment pourvus d'oxygène ; ce gaz leur vient de la sève et de l'atmosphère du sol.

Voilà donc un certain nombre de conditions importantes qu'il aurait fallu réaliser pour mettre en évidence le pouvoir fixateur d'azote libre de ces microbes. Reste maintenant à trouver la nature des composés qu'on peut offrir à ces derniers. On ne peut savoir au juste quels sont ceux qu'ils consomment dans la plante ; mais il est très légitime d'admettre que, comme matière hydrocarbonée, on pourra se contenter de saccharose et comme matière azotée de légumine.

L'expérience a été faite dans ces conditions par Mazé qui a vu les résultats confirmer ses prévisions. La *symbiose* des Légumineuses et des Bactéries se réduit en somme à un échange d'éléments nutritifs. La plante fournit les hydrates de carbone que le microbe utilise pour ses propres besoins ; celui-ci lui restitue, en retour, une matière azotée directement assimilable. Le microbe se montre capable de faire entrer l'azote gazeux dans une combinaison organique, en milieu artificiel, à la condition de lui fournir ce qui lui est nécessaire pour produire ce travail : une matière azotée, une matière hydrocarborée et de l'oxygène.

Digitized by Google

Dans les conditions les plus favorables, les cultures, qui renfermaient par litre 0 gr. 0005 d'azote organique provenant d'une décoction de graines de Haricots, ont fixé 1 d'azote libre pour 100 de sucre consommé, et même un peu plus. Or dans une Betterave à sucre l'analyse accuse une quantité de sucre de réserve 100 fois plus grande que la quantité d'azote total accumulée dans la plante aux dépens des engrais azotés du sol. Cela signifie que la Betterave pourrait élaborer ses principes azotés aux dépens de l'azote libre, si une cause quelconque utilisait dans ce but l'énergie emmagasinée sous forme de sucre pour une partie d'azote gazeux transformée en matière protéique. Puisque la fonction chlorophyllienne est si active dans une Betterave à sucre, on peut admettre ainsi que les Légumineuses sont capables d'élaborer assez d'hydrates de carbone solubles pour subvenir aux besoins des Bactéries qui lui rendraient une partie d'azote combiné pour 100 parties de sucre. De ces considérations, dit Mazé, on peut conclure que l'activité des microbes des Légumineuses, au point de vue de la fixation de l'azote gazeux, s'est montrée aussi grande dans les cultures artificielles que sur les plantes.

Dans ces cultures, la richesse en azote initial ne peut pas tomber au-dessous de 6 milligrammes pour 50 centimètres cubes de bouillon, ce qui fait à peu près 1 pour 10.000 d'azote combiné. Un excès d'azote est plutôt nuisible; les gains sont déjà moins élevés à partir de 1,5 d'azote initial pour 2500 de solution nutritive. Le saccharose ne peut tomber au-dessous de 2 p. 100 ni s'élever au-dessous de 5 à 6 p. 100.

Lorsqu'il ne se produit pas d'azote, le bouillon de culture demeure limpide, les microbes formant simplement une membrane assez consistante sur le fond des vases. Quand il y a fixation d'azote, il se produit une abondante matière mucilagineuse, que le microbe contribue à élaborer mais dont il ne peut se nourrir. On ne rencontre jamais cette matière dans les nodosités si ce n'est tout à fait au début de leur formation; à ce moment elle apparaît sous la forme de traînées filamenteuses qui sillonnent les cellules parenchymateuses envahies par le microbe. Celui-ci y reste englobé pendant un certain temps; il possède alors une forme bacillaire parfaite, tandis que plus tard il est renflé et ramifié. A ce moment il y a dans les jeunes nodosités des faisceaux vasculaires qui permettraient l'entraînement de la matière mucilagineuse destinée à être ulilisée par la plante.

Les bactéries radicicoles sont essentiellement aérobies. Celles qui végètent dans le sol sont attirées par des hydrates de carbone qui laisseraient exsuder les racines dans leur région de croissance. Pour admettre l'existence de cette action chimiotactique, l'auteur fait observer que d'une part des graines germant dans un milieu stérilisé rendent ce milieu réducteur vis-à-vis des sels de cuivre; que d'autre part, en culture artificielle, les microbes des nodosités sont attirés par les hydrates de carbone.

Digitized by Google

Or, dans les sols riches, les Légumineuses absorbent des nitrates; ceux-ci se répartissent dans les tissus verts pour y former avec les hydrates de carbone résultant de la photosynthèse, des composés quaternaires; ces hydrates de carbone ainsi utilisés ne pourraient plus venir dans les racines pour y attirer les Bactéries. Dans les sols pauvres, au contraire, les hydrates de carbone sont disponibles par suite du défaut des nitrates; ils pourraient alors émigrer vers les racines et y exercer leur action chimiotactique vis-à-vis des microbes. L'auteur croit pouvoir expliquer, grâce à ces hypothèses, ce fait singulier, bien connu des agronomes et des botanistes et qui consiste en ce que les nodosités des Légumineuses sont plus grosses et plus nombreuses dans les sols pauvres que dans les sols riches.

En résumé, la fixation de l'azote libre dans le sol ou dans les plantes est pour ainsi dire exclusivement le résultat des actions microbiennes; pour faciliter l'accomplissement de ce travail, les microorganismes se rendent parfois étroitement solidaires des végétaux supérieurs; mais qu'ils se multiplient en liberté dans le sol, qu'ils recherchent le voisinage des algues vertes ou qu'ils se développent dans les tissus des racines, partout ils détruisent pour construire; ils brûlent complètement les matières terniaires et utilisent l'énergie dégagée pour faire la synthèse des matières quaternaires.

De là on peut déduire que les espèces fixatrices d'azote gazeux qui se développent à l'état de liberté dans le sol agiront seulement dans les terres riches en carbone organique et il semble que leur rôle doive être d'y maintenir un certain équillibre entre leur teneur en carbone et leur teneur en azote organique.

Or, sur le sol des forêts, les feuilles mortes qui s'accumulent au pied des arbres forment une couche épaisse d'humus dans laquelle le carbone se trouve à un taux très élevé par rapport à l'azote. Or, M. Henry (1), en abandonnant ces feuilles mortes à l'air pendant plusieurs mois, a trouvé qu'elles s'enrichissaient en azote dans des proportions assez notables. Cette fixation d'azote serait due selon lui à des actions microbiennes, mais il faut dire que la preuve n'en a pas été véritablement fournie. L'azote organique mis ainsi à la disposition des plantes serait assimilé directement, comme le pense Frank, grâce aux *mycorhizes* que présentent si communément les essences forestières.

Depuis les travaux de Rayleigh et Ramsay, on sait que l'azote libre de l'atmosphère est accompagné d'environ 1 p. °/₀ d'*argon*. Or, d'après les recherches de Schlœsing fils (2), ce dernier corps ne joue aucun rôle dans la végétation.

(1) Henry : *L'azote et la végétation forestière* (Comptes-rendues de la Société des Sciences de Nancy, 1897. Annales de la Science agronomique française et étrangère, 1897).

(2) Schlœsing fils. C R. CXXV. 719.

Digitized by Google

La découverte du rôle des microbes dans la fixation de l'azote devait naturellement porter les agronomes à se demander si l'on ne pourrait pas favoriser le développement des Légumineuses et aussi accroître les gains d'azote dans les sols. LAWES avait déjà dit : « Le jour viendra-t-il où les graines seront ensemencées accompagnées des organismes qui leur sont nécessaires et qui font défaut dans nos terres ? »

Dès 1887, SALFELD (1) songea à introduire dans les champs de la terre ayant porté l'espèce de Légumineuse qu'il s'agit de cultiver. Il pensait provoquer ainsi une abondante formation de nodosités, et en effet les essais culturaux réussirent parfaitement. Mais ce mode d'inoculation a l'inconvénient d'être coûteux; car il exige le transport de tonnes de terre par hectare. Aussi NOBBE et HILTNER (2) ont-ils simplifié ce procédé par l'emploi de cultures pures de Bactéries des Légumineuses. Ces auteurs admettent qu'il existe dans le sol des formes neutres de Bactéries capables de se fixer sur la plupart des Légumineuses et des formes adaptées à des espèces déterminées; de plus, une forme neutre, par suite de son passage sur une espèce donnée de Légumineuse, serait si profondément adaptée qu'elle deviendrait incapable de vivre sur d'autre espèces. Si donc on veut favoriser la fixation de l'azote atmosphérique par une espèce de Légumineuse, il faut offrir à cette dernière la race déjà spécialisée qui lui convient. C'est pourquoi Nobbe et Hiltner font des cultures pures de toutes les races, cultures qui sont livrées au commerce sous le nom de *nitragine*. Les essais culturaux qui ont déjà été entrepris de toutes parts pour se fixer sur la valeur de la nitragine ont donné, en général, des résultats peu encourageants. DEHÉRAIN (3), avec la nitragine destinée au Lupin, a tenté l'inoculation, mais sans succès. MAZÉ (4) admet que les races des microbes des nodosités sont moins nombreuses que ne le prétendent les physiologistes allemands; il distingue seulement deux grands groupes spécialisés, l'un adapté aux terres calcaires, l'autre aux terres acides, celui-ci comprenant des formes capables de se développer sur les plantes nettement calcifuges comme le Lupin, l'Ajonc, le Genêt. D'autre part, si une terre est pauvre en formes actives du microbe des nodosités, c'est que ce milieu n'est pas favorable à leur prolifération. Le transport de microbes d'une culture pure dans ce sol est accompagné d'une période de trouble dans les fonctions de nutrition; les uns périssent, les autres sont affaiblis. Si, au contraire, dans le sol inoculé, la race convenable est abondamment représentée, le transport de nouveaux germes est inutile.

En 1897, CARON, d'Ellenbach (Hesse), a isolé une espèce bactérienne fixant directement l'azote dans le sol. Cette espèce nommée *Bacillus*

(1) Salfeld : Biederm. Central. XVIII. 219.
(2) Nobbe et Hiltner : Land. Vers. Stat. XLVII. 1896.
(3) Dehérain : Ann. Agron. 1898, p. 174.
(4) Mazé : Ann. de l'Institut Pasteur, 1899, p. 134.

Digitized by Google

Ellenbachensis, ne serait autre selon, STOKLASA (1) que le *Bacillus Megatherium*. Des cultures pures de ce microbe furent préparées à Elberfeld et livrées au commerce sous le nom d'*alinite*. Caron et Stoklasa pensent que les microbes incorporés au sol enrichissent ce dernier en matière azotée. Certains essais culturaux ont paru couronnés de succès [GRANDEAU (2), STOKLASA (3), MALPEAUX, (4) GAIN (5).] Mais beaucoup d'autres expérimentateurs ont obtenu des résultats négatifs.

Stoklasa a montré que le Bacille de l'alinite ne fixe l'azote qu'en présence d'une quantité relativement considérable de matières hydrocarbonées et en particulier de pentosanes. Celles-ci fournissent en brûlant, au microbe, l'énergie dont il a besoin et servent à l'édification des nouvelles molécules. Il faut donc placer le microbe dans un milieu favorable à son développement. En le faisant vivre dans un sol naturellement ou artificiellement riche en pentosanes, Stoklasa a pu obtenir un excédent de récoltes de 30 à 40 %. Mais, dans les sols cultivés, ainsi que le font remarquer MM. Dehérain et Mazé, le microbe est toujours assez répandu.

En résumé, il résulterait de ce qui précède, qu'il convient plutôt de s'attacher par des fumures, des amendements, des irrigations ou des drainages, des labours, à créer des milieux favorables au développement des bonnes espèces microbiennes, afin qu'elles puissent prospérer et contribuer dans la plus large mesure possible à la fixation de l'azote atmosphérique.

(1) Stoklasa : Ann. agron. XXIV 1898, p. 171.
(2) Grandeau : Journal d'agriculture pratique, 27 novembre 1898.
(3) Stoklasa : loc. cit.
(4) Malpeaux : Ann. agron. XXIV, 1898, p. 482.
(5) Gain : Revue générale de Botanique, XI, 1898, p. 18.

(*A suivre*). ED. GRIFFON.

425 — Lille imp. Le Bigot frères. Le Gérant : Th. Clerquin

Digitized by Google

L'INFLUENCE DES BLESSURES

SUR LA

FORMATION DES MATIÈRES PROTÉIQUES

NON DIGESTIBLES DANS LES PLANTES

par M. J. KOVCHOFF.

Déjà, plusieurs savants ont étudié la question de l'influence des blessures chez les plantes sous le rapport anatomique et physiologique.

M. Tangl (1) a démontré que des incisions faites avec un couteau sur l'épiderme des écailles des bulbes d'*Allium Cepa* produisent dans les cellules intactes, situées le plus près des incisions, un mouvement du protoplasme et des noyaux vers les parois voisines d'une incision, tandis que dans les conditions normales le noyau occupe une position centrale par rapport à la paroi extérieure de la cellule. Ceci a été confirmé par M. A. Nestler (2) qui trouva qu'un phénomène pareil s'observe chez des plantes de nature différente, comme les monocotylédons, les dicotylédons et les algues, et qu'il se produit d'une manière analogue dans les divers organes.

Il fit des blessures non seulement au moyen d'un couteau, mais aussi en brûlant à l'aide d'une lentille biconvexe et en piquant avec une mince baguette en verre. Dans tous les cas, le protoplasme et ensuite les noyaux dans les cellules intactes, voisines de l'endroit blessé, se déplacent dans quelques heures vers les parois des cellules qui se trouvent près de la surface blessée et après quelque temps reprennent leur position première, à l'exception de la rangée de cellules la plus voisine de la blessure. Dans l'opinion de M. Nestler, ce phénomène que M. Tangl désigne sous le nom de « traumatrope » ne peut-être expliqué mécaniquement, mais probablement pré-

(1) Tangl : Sitzungsberichte d. Wiener Acad. XC, Band., 1889.
(2) A. Nestler : Sitzungsber. d. Wiener. Acad., CVII, Band. 1898.

Digitized by Google

sente un mouvement impossible à définir plus précisément jusqu'à présent, provenant de l'excitation, et qui se trouve en rapport avec les protoplastes vivants.

MM. Böhm (1), Stich (2) et Richards (3) ont prouvé que sous l'influence des blessures l'intensité respiratoire augmente chez les plantes, ainsi que l'émission de chaleur. Cette augmentation d'intensité respiratoire se produit surtout dans les organes à tissus massifs, les bulbes, les racines, etc. M. Kosinski (4) a trouvé que l'*Aspergillus niger* présentait une augmentation d'intensité respiratoire sous l'influence d'une forte excitation, par exemple, quand on le découpait en morceaux.

M. Hettlinger (5) et ensuite M. Zaleski (6) ont constaté un accroissement rapide et considérable des matières protéiques sous l'influence des blessures. Dans les expériences de M. Hettlinger, la quantité de matières protéiques dans l'*Allium Cepa* augmenta durant 5 jours depuis 0,07 °/₀, dans les parties non coupées jusqu'à 0,14 °/₀, depuis 0,07,5 °/₀ jusqu'à 0,16 °/₀, dans une autre expérience, et depuis 0,085 °/₀ jusqu'à 0,13 °/₀, dans une troisième expérience. Les résultats obtenus par M. Hettlinger dans ses expériences avec l'*Allium Cepa* ont été confirmés par M. Zaleski qui de plus trouva une augmentation des matières protéiques dans des conditions semblables pour les racines de *Beta vulgaris*, de *Daucus Carota*, de *Petroselinum sativum*, d'*Apium graveolens*, dans les tubercules de *Solanum tuberosum* et de *Dahlia variabilis*. M. Zaleski dit qu'une pareille augmentation des matières protéiques se produit, quoique très lentement, dans les bulbes, même durant leur repos hivernal, et se manifeste un peu plus fortement pendant la germination, ainsi qu'il a démontré dans son travail en 1898 (7). Ainsi, d'après ses recherches faites au mois de septembre, 33 p. 100 de toute la quantité d'azote dans les bulbes d'*Allium Cepa* se répartissait sur les matières protéiques ; 32,1 p. 100 au mois de janvier ; 42,4 p. 100 au mois de février et 53,1 p. 100 au mois de mars.

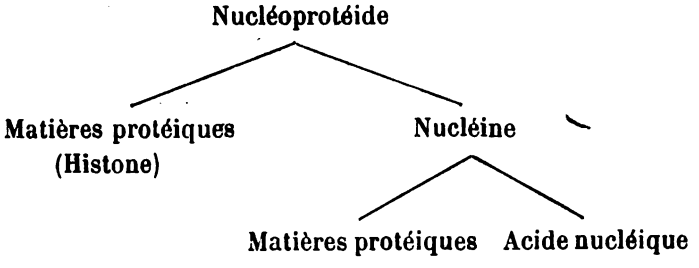
(1) Böhm : Botan. Zeitung, 1887. p. 686.
(2) Stich : Flora, 1899, p. 15.
(3) Richards : Annales of Botany. Vol. 10.
(4) Kosinski : Jahrbücherfür wissensch. Botan. Band XXXVII, Heft 1.
(5) Hettlinger : Revue générale de Botanique, T. XIII, 1901.
(6) Zaleski : Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1901. Heift 5, p. 331.
(7) Zaleski : Ber. deutsch. bot. Gesellschaft , XVI, 1898.

Digitized by Google

D'après les recherches des savants mentionnés ci-dessus, on est tenté de supposer que les blessures, agissant tellement sur le noyau et le protoplasme, sur l'intensité respiratoire et sur la formation des matières protéiques en général, réagiraient considérablement sur l'augmentation de la quantité des matières protéiques non digestibles qui entrent dans la composition des parties vivantes de la cellule, c'est-à-dire le noyau et le protoplasme. Cela est d'autant plus probable, que, comme l'a démontré M. le professeur Palladine (1), la quantité des combinaisons protéiques non digestibles se trouve en rapport direct avec la quantité d'énergie respiratoire, c'est-à-dire avec la fonction de la plante qui est particulièrement affectée par les blessures.

Dans le but d'étudier l'influence des blessures sur la formation des matières protéiques non digestibles dans la plante, j'ai fait, sur la proposition et sous la direction de M. le professeur Palladine, les expériences suivantes.

Afin de séparer les combinaisons protéiques non digestibles du reste de la masse des matières protéiques, on traita le corps expérimenté avec du suc gastrique artificiel. Les Nucléoprotéides d'une cellule vivante présentent, d'après Kossel et Lilienfeld, le tableau suivant de l'ensemble de leurs produits de formation et de leur décomposition :



La composition des matières protéiques non digestibles proprement dites qui proviennent aussi du traitement des nucléoprotéides par le suc gastrique n'est pas établie d'une manière précise puisque les produits de décomposition — les nucléines — ont une composition quantitative variable. Mais un traitement sous des conditions égales donnera, dans tous les cas, sinon leur valeur absolue, au

(1) Palladine : Revue générale de botanique, t. VIII (1896), p. 225.

Digitized by Google

moins la valeur relative dans les corps étudiés et permettra de déterminer les variations de quantité pendant l'expérience.

Parallèlement avec la détermination de l'azote des matières protéiques non digestibles, j'ai aussi déterminé, dans le but de comparaison, l'azote de toutes les matières protéiques.

MÉTHODES DE RECHERCHES

Pour les expériences, j'ai pris un ou plusieurs bulbes ; chaque bulbe a été divisé en 2 parties approximativement égales (excepté dans l'expérience n° 5), dont l'une a été séchée aussitôt, tandis que l'autre a été coupée en morceaux de 2 à 3 centimètres de longueur et laissée à l'obscurité dans l'air humide (dans les expériences n°s 6 et 7 dans l'hydrogène) ; ensuite, à la fin de l'expérience, cette portion a été séchée pour en faire l'analyse. De cette façon, des parties égales de toutes les bulbes pris entraient dans chaque portion. Le séchage se faisait dans un bain d'air à la température de 65-75 degrés. Après avoir été séchée pendant quelque jours, la matière a été broyée dans un mortier et ensuite, le même jour, on en prit des portions pour la détermination de l'azote (ordinairement 2 portions pour chaque détermination). La quantité totale d'azote, l'azote des matières protéiques totales et des matières protéiques non digestibles ont été déterminés, en °/₀, par rapport à la matière sèche ; ensuite, l'azote des matières protéiques totales et des matières protéiques non digestibles a été calculé en °/₀ de la quantité totale d'azote. La différence pouvant provenir du séchage des portions à une température plus basse que 100 degrés, ainsi que la perte de poids dans la matière sèche durant l'expérience auraient pu affecter le rapport en °/₀, de l'azote à la matière sèche, mais n'avaient pas d'influence sur la relation de l'azote des matières protéiques non digestibles à la quantité totale d'azote. Chaque détermination a été faite deux ou trois fois. Les matières protéiques totales et non digestibles ont été dosées par les procédés de M. Stutzer et l'azote d'après la méthode de M. Kjeldahl.

Digitized by Google

EXPÉRIENCE N° 1

*Huit bulbes d'*Allium Cepa. *Durée de l'expérience : depuis le 12 jusqu'au 17 septembre (5 jours).*

		POIDS de matière prise en grammes	Quantité d'Azote		Moyenne d'Azote	En °/₀ de l'azote total	
			En grammes	En °/₀ de la mat. prise		Azote protéique	Azote prot. non digest.
I	Quantité totale d'azote	1.7997 1.5270	0.0268197 0.0226754	1.490 1.485	1.488		
	Azote des mat. prot. totales	0.9615 0.9570	0.0037500 0.0038700	0.390 0.404	0.397	26.7	
	Azote des mat. prot. non digestibles	2 2287 2.1620	0.0020691 0.0018271	0.093 0.085	0.089		5.98
II	Quantité totale d'azote	1.4757 2.2204	0.0249442 0.0373769	1.690 1.683	1.687		
	Azote des mat. prot. totales	0.6340	0.0049800	0.785	0.785	46.5	
	Azote des mat. prot. non digestibles	1.9993 2.1453	0.0061529 0.0060016	0 308 0.280	0.294		17.43

Dans cette expérience, la quantité d'azote des matières protéiques totales a augmenté de $\frac{46,5}{26,7} = 1.7$ fois et la quantité d'azote des matières protéiques non digestibles de $\frac{17,43}{5,98} = 2,9$ fois.

Digitized by Google

EXPÉRIENCE N° 2

*Un bulbe d'*Allium Cepa. *Durée de l'expérience : depuis le 4 jusqu'au 7 novembre (3 jours).*

		POIDS de matière prise en grammes	Quantité d'azote		Moyenne d'azote	En % de l'azote total	
			En grammes	En % de la mat. prise		Azote protéique	Azote prot. non digest.
I	Quantité totale d'azote	1.0283 1.0333	0.01404 0.01380	1.365 1.336	1.351		
	Azote des mat. prot. totales	1.0238 1.2195	0.00342 0.00387	0.334 0.317	0.326	24.1	
	Azote des mat. prot. non digestibles	2.0755 1 8418	0.00084 0.00066	0.040 0.036	0.038		2.81
II	Quantité totale d'azote	1.0400 1.0455	0.01590 0.01584	1.529 1.515	1.522		
	Azote des mat. prot. totales	1.2940 1 0370	0.00687 0.00555	0.531 0.535	0.533	35.0	
	Azote des mat. prot. non digestibles	1.7373 1.8885	0.00150 0.00162	0.086 0.086	0.086		5.65

La quantité d'azote des matières protéiques totales a augmenté de $\frac{35,0}{24,1} = 1,45$ fois et la quantité d'azote des matières protéiques non digestibles de $\frac{5,65}{2,81} = 2,01$ fois.

Digitized by Google

EXPÉRIENCE N° 3

*24 bulbes d'*Allium ascalonicum. *Durée de l'expérience : depuis le 26 jusqu'au 30 novembre (4 jours).*

		POIDS de matière prise en grammes	Quantité d'Azote		Moyenne d'Azote	En °/₀ de l'azote total	
			En grammes	En °/₀ de la mat. prise		Azote protéique	Azote prot. non digest.
I	Quantité totale d'azote	0.9167 1.0713	0.01875 0.02172	2.045 2.027	2.036		
	Azote des mat. prot. totales	1.0662 1.0475	0 00618 0.00585	0.580 0.559	0.570	28.0	
	Azote des mat. prot. non digestibles	1.7962 1.7060	0.00090 0.00084	0.050 0.049	0.050		2.46
II	Quantité totale d'azote	1.0760 0.9572	0.02382 0.02154	2 214 2.253	2 234		
	Azote des mat. prot totales	1.0250 0.8988	0.00834 0.00786	0.814 0.876	0.845	37.8	
	Azote des mat. prot. non digestibles	1.8050 1.8187	0 00144 0.00132	0.080 0 073	0.073		3.45

La quantité d'azote des matières protéiques totales a augmenté de $\frac{37,8}{28,0} = 1,35$ fois et la quantité d'azote des matières protéiques non digestibles de $\frac{3,45}{2,46} = 1,40$ fois.

Digitized by Google

EXPÉRIENCE N° 4

*10 bulbes d'*Allium sativum. *Durée de l'expérience : depuis le 14 jusqu'au 18 décembre (4 jours).*

		POIDS de matière prise en grammes	Quantité d'azote		Moyenne d'azote	En °/₀ de l'azote total	
			En grammes	En °/₀ de la mat. prise		Azote protéique	Azote prot. non digest.
I	Quantité totale d'azote	1.1348 —	0.02928 —	2 580 —	2.580		
	Azote des mat. prot. totales	1.3510 1.2032	0.01758 0.01536	1.303 1 277	1.290	50.0	
	Azote des mat. prot. non digestibles	2.3000 2.3483	0.00093 0.00084	0.040 0.036	0.038		14.72
II	Quantité totale d'azote	1.1219 —	0.02934 —	2 615 --	2.615		
	Azote des mat. prot. totales	1.3235 1.2490	0.01887 0.01731	1.426 1.386	1.406	53.8	
	Azote des mat. prot. non digestibles	2.1615 2.5100	0 00121 0.00138	0.056 0.055	0.056		21.41

La quantité d'azote des matières protéiques totales a augmenté de $\frac{53,8}{50,0} = 1,08$ fois et la quantité d'azote des matières protéiques non digestibles de $\frac{21,41}{14,72} = 1,46$ fois.

Digitized by Google

EXPÉRIENCE N° 5

*14 bulbes d'*Allium Cepa. *Chaque bulbe a été divisé en 6 parties, dont on a formé 6 portions. La première portion a été séchée aussitôt et analysée; les autres portions ont été laissées à l'obscurité dans l'air humide et l'on en prenait une chaque jour pour l'analyser (23-28 décembre).*

		POIDS de matière prise en grammes	Quantité d'azote		Moyenne d'azote	En °/₀ de l'azote total	
			En grammes	En °/₀ de la mat. prise		Azote protéique	Azote prot. non digest.
I	Quantité totale d'azote	0.9933 0.8202	0.016032 0.013216	1.614 1.611	1.613		
	Azote des mat. prot. totales	1.0038 1.0703	0.005504 0.005760	0.548 0.538	0.543	33.6	
	Azote des mat. prot. non digestibles	2.0535 1.9295	0.000960 0.000928	0.047 0.048	0.048		2.98
II	Quantité totale d'azote	1.0382 0.9174	0.016608 0.014592	1.600 1.592	1.596		
	Azote des mat. prot. totales	0.9842 1.0140	0.005632 0.006336	0.562 0.625	0.598	37.5	
	Azote des mat. prot. non digestibles	1.8800 1.9730	0.000992 0.000992	0.053 0.050	0.052		3.32
III	Quantité totale d'azote	1.0333 1.0200	0.017376 0.017408	1.682 1.706	1.694		
	Azote des mat. prot. totales	1.0082 0.9870	0.064640 0.064960	0.641 0.658	0.650	38.4	
	Azote des mat. prot. non digestibles	1.9910 —	0.001184 —	0.059 —	0.059		3.49

Digitized by Google

		POIDS de matière prise en grammes	Quantité d'azote		Moyenne d'azote	En °/₀ de l'azote total	
			En grammes	En °/₀ de la mat. prise		Azote protéique	Azote prot. non digest.
IV	Quantité totale d'azote	1.1230 0.9253	0.021088 0.017184	1.878 1.857	1.868		
	Azote des mat. prot. totales	1.1170 1.1180	0.010560 0.009856	0.945 0.882	0.914	48.9	
	Azote des mat. prot. non digestibles	2.0837 2.0857	0.003712 0.003616	0.178 0.173	0.176		9.53
V	Quantité totale d'azote	1.0175 0.9820	0.018592 0.017920	1.827 1.825	1.826		
	Azote des mat. prot. totales	0.9995 1.0668	0.009536 0.010272	0.954 0.963	0.959	53.1	
	Azote des mat. prot. non digestibles	2.1162 1.8375	0.005098 0.004320	0.249 0.235	0.242		13.25
VI	Quantité totale d'azote	1.1872 0.9032	0.023168 0.017664	1.943 1.956	1.950		
	Azote des mat. prot. totales	1.0822 1.1192	0.012224 0.012480	1.129 1.115	1.122	57.5	
	Azote des mat. prot. non digestibles	2.0310 1.7775	0.006560 0.005600	0.323 0.315	0.319		16.36

La quantité d'azote des matières protéiques totales a augmenté de $\frac{57,5}{33,6} = 1,71$ fois et la quantité d'azote des matières protéiques non digestibles de $\frac{16,36}{2,98} = 5,49$ fois.

Digitized by Google

Les résultats de l'expérience sont présentés sur la courbe qui suit :

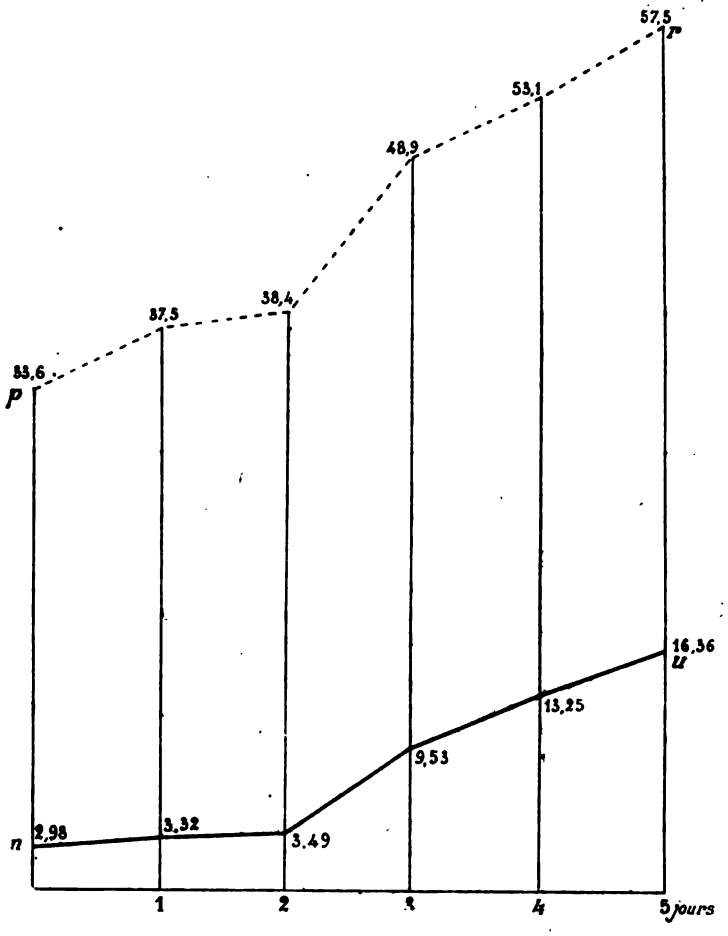


Fig. 59 — Quantités d'azote contenues dans 6 lots de fragments de bulbes d'*Allium Cepa*, obtenus en coupant chaque bulbe en 6, et constituant ainsi 6 lots analysés respectivement de suite, et au bout de 1, 2, 3, 4, 5 jours.

pr, azote des matières protéiques totales.

nu, azote des matières protéiques non digestibles.

Digitized by Google

Dans les expériences nos 6 et 7 chaque bulbe a été divisé en 2 parties. La première portion a été analysée aussitôt, tandis que la deuxième portion a été placée dans une atmosphère d'hydrogène.

EXPÉRIENCE N° 6

*8 bulbes d'*Allium Cepa. *Durée de l'expérience : depuis le 25 jusqu'au 30 janvier (5 jours).*

		POIDS de matière prise en grammes	Quantité d'azote		Moyenne d'azote	En °/₀ de l'azote total	
			En grammes	En °/₀ de la mat. prise		Azote protéique	Azote prot. non digest.
I	Quantité totale d'azote	1.3092	0.020608	1.574	1.570		
		1.3387	0.021024	1.570			
		1.1353	0.017792	1.567			
	Azote des matières prot. totales	1.0632	0.006592	0.620	0,610	38.9	
		1.2113	0.007360	0.608			
		1.2995	0.007808	0.601			
	Azote des matières prot. non digest.	2.1258	0.001180	0.089	0.093		5.92
		2.2913	0.002272	0.099			
		2.3225	0.002112	0.091			
II	Quantité totale d'azote	1.2245	0.020224	1.652	1.647		
		1.0410	0.017152	1.648			
		1.1205	0.018400	1.642			
	Azote des matières prot. totales	1.3225	0.007168	0.542	0.538	32.6	
		1.2190	0.006336	0.520			
		1.2842	0.007104	0.553			
	Azote des matières prot. non digest.	2.3963	0.001536	0.064	0.062		3.76
		2.0462	0.001248	0.061			
		2.1757	0.001312	0.060			

Digitized by Google

EXPÉRIENCE N° 7

*6 bulbes d'*Allium Cepa. *Durée de l'expérience : depuis le 14 jusqu'au 18 février (4 jours).*

		POIDS de matière prise en grammes	Quantité d'azote		Moyenne d'azote	En % de l'azote total	
			En grammes	En % de la mat. prise		Azote protéique	Azote prot. non digest.
I	Quantité totale d'azote	1.3395	0.023128	1.729	1.724		
		1.2727	0.022016	1.730			
		1.2240	0.020960	1.712			
	Azote des matières prot. totales	1.2803	0.008704	0.680	0.678	39.3	
		1.0788	0.007488	0.694			
		1.0693	0.007072	0.661			
	Azote des matières prot. non digest.	2.1745	0.001120	0.052	0.057		3.31
		2.3185	0.001472	1.063			
		2.3165	0.001280	0.055			
II	Quantité totale d'azote	1.0010	0.017698	1.769	1.769		
		1.1830	0 020928	1.769			
		1.2528	0.022144	1.768			
	Azote des matières prot. totales	1.3145	0.009472	0.721	0.708	40.0	
		1.1620	0.008192	0.705			
		1.1912	0.008320	0.698			
	Azote des matières prot non digest.	2.2610	0.001504	0.067	0.060		3.39
		2.0570	0.001184	0.058			
		2.3800	0.001344	0 056			

D'après les résultats des expériences n°s 6 et 7, on peut conclure qu'en l'absence d'oxygène, il ne se produit pas de matières protéiques non digestibles pas plus que des matières protéiques totales, ce qui est conforme aux recherches de Zaleski (1). La décomposition des matières protéiques dans l'expérience n° 6 a eu lieu probablement vers la fin de l'expérience.

(1) Zaleski : Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1901. Heft 5.

Digitized by Google

CONCLUSIONS

1° La quantité des matières protéiques non digestibles dans les bulbes, après la blessure, augmente très considérablement.

2° La quantité des matières protéiques totales augmente considérablement, conformément aux résultats des expériences de M. Hettlinger et de M. Zaleski.

3° La quantité des matières protéiques non digestibles augmente *comparativement* plus que la quantité des matières protéiques totales.

4° La formation des matières protéiques se fait lentement pendant les premiers jours, après la blessure, et ensuite rapidement (expérience n° 5).

5° En l'absence d'oxygène, la quantité des matières protéiques non digestibles n'augmente pas, pas plus que la quantité des matières protéiques totales, conformément aux résultats des expériences de M. Zaleski.

(Saint-Pétersbourg. Laboratoire de physiologie végétale de l'Université).

Digitized by Google

MODIFICATIONS PRODUITES PAR LE GEL

DANS LA STRUCTURE DES CELLULES VÉGÉTALES

par MM. L. MATRUCHOT et M. MOLLIARD (Suite).

(PLANCHES 12, 13 et 14)

POILS STAMINAUX DE *Tradescantia virginica*.

Les poils staminaux de *Tradescantia* se prêtent particulièrement bien à l'observation directe de l'action des agents extérieurs sur le cytoplasma, sur le noyau au repos et même sur le noyau en voie de division caryokinétique.

On sait déjà, depuis les recherches de Kühne (1), de Hofmeister (2), de Klemm (3), et surtout de Molisch (4), que l'action peu prolongée d'une température même notablement inférieure à 0° ne suffit pas pour tuer la cellule.

Un séjour de cinq minutes à — 14° (Kühne), de dix minutes à — 8° (Hofmeister), de trente minutes à — 5° (Molisch), *si le poil est immergé dans l'eau*, — un froid plus considérable encore, six heures à une température variant de — 5° à — 9° (Molisch), *si le poil est refroidi à l'air* — sont insuffisants pour tuer la cellule. Cette action d'un froid intense peut même déterminer (Kühne) des modifications profondes dans la structure du protoplasma, celui-ci peut se résoudre en gouttelettes sphériques, sans que la vie soit éteinte dans la cellule. Ramenés ensuite à la température ordinaire, ces poils présentent à nouveau les courants caractéristiques du protoplasma vivant.

C'est seulement par l'action rapide d'une température suffisamment basse qu'on détermine dans la cellule des modifications définitives, avec mort du protoplasma. Dans l'eau à —6°5, dans l'air

(1) Kühne : *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität.* Leipzig, 1864.
(2) Hofmeister : *loc. cit.*
(3) Klemm : *loc. cit.*
(4) Molisch : *loc .*

Digitized by Google

à —15°, la cellule gèle, et son contenu peut même se prendre partiellement en glace (Molisch).

Nous avons reconnu que, par l'action du gel, il se fait en général une contraction du protoplasma de ces cellules ; la turgescence disparaît, la longueur et le diamètre transversal des cellules diminuent comme si la cellule avait été plasmolysée (fig. 59*a* et 59*b*) ; les grandes vacuoles cytoplasmiques se vident et le protoplasma est transformé en un coagulum très vacuolisé. Le noyau au repos prend aussi par le gel une structure vacuolaire très nette ; tantôt les vacuoles sont petites et nombreuses (fig. 58), et le noyau rappelle dans ce cas le noyau gelé de l'ovaire de Tulipe ; tantôt les vacuoles nucléaires sont volumineuses et de force irrégulière (fig. 56 *b*) ; mais nous n'avons pas observé d'orientation des éléments nucléaires, fait qui est sans doute en relation avec le grand nombre de vacuoles que renferme le cytoplasma à l'état frais.

Il était particulièrement intéressant de rechercher l'action du gel sur les noyaux en voie de division. On sait (1) qu'il est facile de suivre sur le vivant les phénomènes de caryokinèse en s'adressant à des poils de *Tradescantia* qu'on maintient immergés dans une solution de saccharose à 3 °/₀ ; ils y restent en vie active pendant assez longtemps.

Nous avons pris des noyaux à des stades moyens de la caryokinèse, et nous les avons fait geler rapidement à —12°.

La fig. 59 *a* représente la cellule terminale d'un poil où les deux noyaux-filles sont sur le point de se reconstituer (stade intermédiaire entre les stades 7 et 8 des figures de Strasbürger, *loc. cit.*) ; la membrane cellulaire nouvelle est déjà partiellement visible.

Par le gel, on obtient les aspects qui ont été représentés dans la fig. 59 *b* et qui ont été saisis au moment précis du dégel. Les deux noyaux-filles ont condensé leur chromatine et pris tous deux un contour net : les chromosomes ne sont plus visibles. Mais il s'est marqué une différence entre les deux noyaux-filles. Le noyau proximal est resté arrondi avec seulement quelques petites vacuoles claires à l'intérieur. Le noyau distal a été le siège de la formation d'une grosse vésicule unique, qui s'est déversée au dehors dans la vacuole cytoplasmique ; ce noyau a pris par suite une forme de croissant.

(1) Strasbürger : *Das botanische Practicum*, p. 605.

Digitized by Google

En continuant, après le dégel, à observer les deux noyaux-filles, nous avons vu s'accentuer ces différences : tandis que le noyau proximal reste sensiblement le même, le noyau distal reprend un contour plus arrondi, comme s'il achevait l'expulsion déjà commencée de sa grosse vésicule ; en outre, nous avons vu se refaire, à l'intérieur de celui-ci (fig. 59 *c*) une différenciation entre chromosomes et suc nucléaire qui est très frappante. Bien qu'on ne puisse guère, sans fixation et coloration, compter d'une façon précise le nombre de chromosomes de ces noyaux, on peut cependant, en comparant les fig. 59 *a* (noyau frais) et 59 *c* (noyau gelé examiné dix-huit heures après le dégel), constater que le nombre de chromosomes est sensiblement le même dans les deux cas. Enfin la membrane cellulaire séparant les deux noyaux-filles devient, dans la cellule dégelée, plus épaisse et plus granuleuse.

Pour expliquer ces deux phénomènes, nous ne voyons guère qu'une hypothèse à présenter : à savoir que, malgré le gel, le protoplasma et le noyau sont restés vivants pendant un certain temps et dans une certaine mesure; alors la différenciation des chromosomes dans un noyau gelé d'abord homogène, et l'épaississement de la membrane nouvellement formée entre les noyaux, s'expliquent tout naturellement, puisque ce sont des phénomènes qu'on observe normalement dans la vie.

Le fait qu'un séjour de trente minutes à —13° avec congélation de l'eau ambiante ait pu laisser vivant le contenu de la cellule n'est pas en opposition avec ce que l'on sait. Déjà les expériences de Kühne nous ont appris qu'après un gel amenant une déformation profonde du protoplasma, celui-ci peut reprendre son aspect primitif et présenter à nouveau les courants caractéristiques de la vie. De plus, dans l'expérience que nous avons réalisée, le contenu de de la cellule ne s'est pas plasmolysé, comme il arrive généralement quand une cellule est morte : on voit sur la fig. 59 *b* que le cytoplasma est resté adhérent à la paroi.

On voit aussi, en comparant les fig. 59 *b* et 59 *c*, que dans cette expérience le protoplasma n'a pas acquis la rigidité du protoplasma gelé, n'est pas devenu un coagulum solide, comme cela a lieu, ainsi que l'a montré Molisch opérant en particulier sur des Amibes, lorsque ce protoplasma est tué par le gel.

Il semble donc que le cas par nous réalisé sur des cellules de

Digitized by Google

Tradescantia est un cas de congélation de l'eau ambiante, à un degré insuffisant pour amener la mort par gel de la cellule, mais à un degré suffisant pour déterminer en elle la vacuolisation du noyau qu'on observe à un degré plus accentué dans la mort par gel.

Il y a lieu aussi de signaler ce fait que les deux noyaux-filles ne réagissent pas également vis-à-vis du gel. Nous avons vérifié le fait à plusieurs reprises : le noyau distal est le plus souvent moins abondamment vacuolisé, ses chromosomes restent plus visibles ou réapparaissent plus promptement que dans le noyau proximal. Ces différences s'accordent d'ailleurs avec une inégalité dans la vitesse de reconstitution des noyaux-filles à la fin de la caryokinèse normale : l'examen sur le vivant montre parfaitement que le noyau distal est en retard sur le noyau proximal ; la réaction vis-à-vis du gel confirme cette donnée.

Cette inégalité dans la réaction des deux noyaux-filles est encore visible dans les fig. 59*a* et 59*c* (pl. 14) ; le noyau distal seul y garde ses chromosomes individualisés.

Si l'on s'adresse à un stade de caryokinèse moins avancé que le précédent, par exemple celui qui a été représenté dans la figure 57*a*, on n'observe, par la congélation, qu'une désorientation des chromosomes, qui cependant restent distincts (fig. 57*b*) ; après le dégel, ces chromosomes se recroquevillent mais ne se désagrègent pas (fig. 57*c*).

Enfin on retrouvera, en comparant les fig. 56*a*, 56*b* et 56*c*, des résultats de même nature. Le stade de caryokinèse représenté en 56*a* correspond à peu près à la phase du tonnelet (stade 6 de Strasburger). Dans les deux noyaux-filles en voie de reconstitution, le gel produit des effets bien différents : tandis que le noyau proximal se condense en une masse arrondie, compacte, avec quelques vésicules claires, le noyau distal ne se reconstitue qu'en partie. La moitié voisine de l'extrémité a pris un contour arrondi et renferme une grosse vésicule sphérique ; mais l'autre moitié garde un contour déchiqueté où l'on reconnaît sans peine quelques-uns des chromosomes non fondus dans la masse commune. La fig. 56*b* a été dessinée au moment même du dégel. Entre les deux noyaux-filles, pas plus sur la cellule gelée que sur la cellule vivante (fig. 56*a*), il n'y a trace de membrane cellulaire.

La fig. 56*c* représente l'extrémité du même poil dix heures

Digitized by Google

après le dégel. Les noyaux filles ont gardé sensiblement le même aspect ; mais entre eux, dans la partie transparente du cytoplasma, il s'est fait un dépôt de gros granules constituant une sorte de cloison séparatrice ; ce dépôt occupe exactement l'emplacement de la membrane cellulaire qui dans la caryokinèse normale se forme entre les deux cellules filles. Faut-il voir dans le phénomène curieux que nous venons de décrire un reste d'activité d'une cellule qui n'aurait pas été entièrement tuée par le gel ? C'est, parmi les diverses hypothèses que l'on peut faire, celle qui nous semble la plus vraisemblable.

SPIROGYRES

Les Spirogyres ont déjà donné lieu à d'intéressantes expériences instituées dans le but d'étudier l'action du froid sur la cellule. Mais au point de vue des modifications que le gel apporte dans la structure cytologique, on sait peu de chose.

Les expériences de Molisch, que nous avons d'ailleurs reprises et dont nous avons vérifié l'exactitude, ont montré que la congélation de l'eau ambiante amène une rapide exosmose de l'eau de la cellule, et produit non seulement une suppression totale de la turgescence mais une contraction, une sorte de ratatinement de la cellule. Celle-ci diminue de longueur et surtout de largeur : le diamètre d'un filament peut pendant le gel diminuer du 1/3 et même de moitié. A cet état, toute trace d'organisation interne a disparu ; on n'aperçoit plus qu'une bande verte médiane où le leucite spiralé est devenu tout à fait méconnaissable. Molisch a figuré (1) l'aspect d'un tel filament : on distingue, dans la masse contractée, une striation longitudinale que nous avons observée aussi. Mais elle n'est pas spéciale aux Spirogyres ; on peut l'obtenir, dans les mêmes conditions, avec des *Zygnema*.

Par le dégel, de l'eau rentre à l'intérieur du filament ; celui-ci reprend un diamètre voisin du diamètre normal, mais ne recouvre aucune turgescence : la cellule est morte.

Dans la masse centrale qui occupe alors l'axe du filament, nous avons reconnu une vacuolisation du protoplasma (fig. 66) que Molisch n'a pas observée dans ses expériences. Il y a un certain nombre de grosses vacuoles *V* et un grand nombre de petites vacuoles que

(1) Molisch : *Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen*. Iéna, 1897.

Digitized by Google

l'opacité de la masse augmentée par la présence de chlorophylle diffuse, rend difficile à apercevoir. Les masses plus foncées telles que *p* (Pl. 14, fig. 66) sont des pyrénoïdes plus ou moins dissociés.

L'action de la gelée sur le noyau et sur la faible masse de protoplasma qui, chez les Spirogyres, entoure ce noyau, ne peut, à raison des phénomènes qui viennent d'être décrits, être observés sur le vivant. Mais, en opérant sur une espèce de Spirogyre de grande taille (*Spirogyra majuscula*), fixant au liquide de Flemming et colorant au violet d'Ehrlich, on observe ce qui suit. Tout d'abord, les fins trabécules protoplasmiques qui vont du protoplasma central au protoplasma pariétal sont pour la plupart rompus (Pl. 14, fig. 60 à 65). Dans la masse isolée, on distingue un noyau gardant la même structure qu'à l'état frais, c'est-à-dire présentant un gros nucléole entouré d'une masse nucléaire peu chromatique. Mais le volume du noyau a diminué. Consécutivement à cette diminution de volume, il s'est formé, dans le cytoplasma voisin, des vacuoles : tantôt elles sont indépendantes du noyau (fig. 61), tantôt elles sont en contact avec lui (fig. 62 et 63), tantôt enfin il se fait une grande vacuole qui isole presque entièrement (fig. 65) ou même entièrement (fig. 64) le noyau du cytoplasma.

Jamais le noyau lui-même ne s'est montré vacuolisé.

On sait que les mouvements protoplasmiques sont en général influencés par les changements de température. Dans les Spirogyres, les courants de protoplasma sont particulièrement visibles, chez les espèces de grande taille, le long des fins trabécules qui réunissent deux tours de spire consécutifs du leucite spiralé. En opérant avec une Spirogyre à filaments très larges, nous avons pu reconnaître que les mouvements protoplasmiques subsistent encore à une température bien inférieure à 0°. En plaçant les filaments simplement entre une lame et une lamelle et en les portant, sans autre protection, dans une glacière à 10°, nous avons constaté qu'au bout de quinze minutes de séjour, les courants protoplasmiques étaient encore très vifs. Or, bien que nous n'ayons pu savoir à quel degré de froid était descendue la température à l'intérieur des filaments, il est certain que cette température était de plusieurs degrés inférieure à 0°. Molisch (*loc. cit.*) opérant sur des poils de *Tradescantia*, a constaté que les courants protoplasmiques cassaient cette plante à — 2°. On voit que les Spirogyres sont encore moins sensibles à l'action du froid.

Digitized by Google

INTERPRÉTATION DES FAITS PRÉCÉDENTS

Nous nous sommes contentés jusqu'ici de décrire les effets obtenus par l'action du gel sur des cellules végétales d'origine et de structure variées. On a pu constater une uniformité remarquable dans les processus morphologiques ainsi déterminés ; il semble donc qu'on soit en face de phénomènes d'ordre général. Il convient maintenant d'interpréter les faits observés de façon à essayer de saisir le mécanisme par lequel le gel modifie les cellules.

On sait depuis les observations de Caspary, Prillieux, Nägeli, etc., que le plus souvent, au moment du gel, l'eau s'échappe des cellules sous forme liquide, par osmose, et vient cristalliser au dehors, soit à l'extérieur des tissus, soit dans les méats et les lacunes. On observe d'autre part, après le dégel, une disparition complète de la turgescence ; les tissus sont mous et flasques, les feuilles gelées sont comme fanées. Molisch effectuant des mesures directes sur certaines cellules, avant, pendant et après le gel, a montré qu'il se fait une diminution considérable de volume, analogue à celle que produirait une forte plasmolyse.

On est tout naturellement conduit à supposer que l'eau expulsée provient du suc cellulaire, qui filtrerait rapidement à travers le protoplasma pariétal et la membrane au moment de la congélation.

Mais n'y a-t-il d'appelée au dehors que l'eau des vacuoles ? et l'eau qui entre dans la composition du cytoplasma et du noyau n'est-elle pas, elle aussi, attirée plus ou moins au dehors ? Tout porte à croire qu'il en est ainsi, et que, non seulement la cellule est appauvrie en suc cellulaire, mais que le protoplasma abandonne une part de l'eau qu'il renferme en propre.

Pour essayer de démontrer expérimentalement que par le gel, le protoplasma abandonne une partie de son eau, on a cherché d'abord à voir ce qui se passe quand on fait agir le froid sur des matières organiques plus ou moins comparables à la matière vivante.

L'un des premiers, Prillieux (1) a réalisé des expériences à ce sujet. Une d'entre elles, très simple et particulièrement frappante, consiste à faire congeler dans un mélange réfrigérant de l'albumine

(1) Prillieux : *loc. cit.*

Digitized by Google

cuite (œuf dur dépouillé de sa coquille). Non seulement la surface du blanc d'œuf se recouvre d'une couche d'aiguilles de glace provenant de l'eau exsudée, mais dans l'épaisseur même de l'albumine il se forme de nombreuses lames de glace qui séparent le blanc en feuillets. Il s'est donc fait, par le gel de cette matière organique primitivement homogène, un *départ* entre une partie de l'eau de constitution et l'albumine cuite ; l'eau primitivement incorporée à la substance organique a, par l'action du froid, échappé aux forces moléculaires qui la tenaient fixée et est venue se prendre en glace hors de la portée de l'attraction capillaire.

Ambronn (1) reconnut, en 1891, qu'en congelant lamelles de gélatine ou de gélose riches en eau, il se produit dans la masse une différenciation rappelant grossièrement un parenchyme végétal. Des cristaux de glace prennent naissance dans l'épaisseur de ces lamelles ; il s'y fait donc un départ entre la matière organique moins aqueuse formant réseau et de l'eau qui se prend en cristaux plus ou moins volumineux.

Molisch (2) a réalisé de nombreuses expériences en faisant geler les substances organiques les plus diverses. Le protoplasma vivant pouvant être assimilé au point de vue physique à une masse composée de solutions, d'émulsions et de substances colloïdes, cet auteur a d'abord opéré sur des substances organiques non vivantes soit à l'état de solutions, soit à l'état d'émulsions, et en particulier sur des colloïdes. Les résultats très concordants qu'il a obtenus avec de la gélatine à 2 °/₀, de la colle d'amidon, de la gomme adragante, etc., peuvent se résumer en disant qu'il se fait dans ces substances un réseau de masse gélatineuse ou gommeuse entre les mailles duquel s'interposent des cristaux de glace de plus en plus volumineux. Dans tous les cas, et c'est là le fait important au point de vue qui nous occupe, Molisch, par l'examen microscopique direct, a reconnu dans ces substances, au moment du gel, une différenciation en eau et colloïde. Le rassemblement de l'eau, avec congélation immédiate, se fait en de nombreux points, avec une rapidité variable ; les cristaux de glace grossissent aux dépens de la masse colloïdale qu'ils appauvrissent en eau et qu'ils refoulent peu à peu

(1) Ambronn : *Einige Beobachtungen über das Gefrieren der Colloide* (Berichte über die Verhandlungen der K. sachs. Ges. d. Wissensch. zu Leipzig, 1891).

(2) Molisch : *Untersuch. über das Erfrieren den Pflanzen.*

Digitized by Google

jusqu'à en faire une sorte de tissu à mailles plus ou moins grandes suivant la concentration de la solution.

Des résultats analogues sont fournis par les substances d'origine animale et par les tissus animaux eux-mêmes. Romanes (1) observa que, dans les Méduses congelées (*Aurelia aurita*) le corps mou gélatineux est traversé par de fines et claires aiguilles de glace.

Les expériences de Molisch sur les Amibes ont conduit cet auteur à admettre qu'il se passe quelque chose d'analogue dans la matière vivante. Généralisant ces notions, il admet que dans les tissus des végétaux supérieurs, il se fait un amoindrissement considérable de la teneur en eau du protoplasma, et il en tire comme conséquence une théorie de la mort par gel sur laquelle nous reviendrons plus loin.

Mais il convient de remarquer que si la sortie de l'eau du suc cellulaire, au moment du gel, est bien démontrée, puisqu'on a pu suivre le phénomène dans le champ du microscope pour diverses cellules, il n'en est pas de même de la sortie de l'eau qui entre dans la composition du protoplasma et du noyau. La démonstration de la réalité de ce phénomène est encore à donner.

Il nous paraît que l'interprétation des faits observés par nous et précédemment décrits constitue précisément cette démonstration.

Dans les cellules riches en suc cellulaire sur lesquelles nous avons expérimenté, la vacuole est au moment du gel le siège d'une exosmose rapide de l'eau qu'elle renferme. L'appel d'eau que provoque cette exosmose retentit sur le protoplasma et le noyau ; il se fait, consécutivement ou simultanément, une sortie de l'eau de ces deux éléments vers la vacuole. C'est cette exosmose qui, dans le cas du noyau, est pour ainsi dire saisie sur le vif et fixée dans quelques-uns de ses stades sur nos dessins.

Examinons successivement ce qui se passe dans le noyau et dans le protoplasma.

A. — Phénomènes qui se passent dans le noyau.

L'une des conséquences immédiates de cette perte d'eau est la diminution de volume du noyau. Les moyennes obtenues en mesurant le diamètre de nombreux noyaux sont très probantes ; le noyau diminue de volume par le gel.

(1) Cité par Verworn : *Physiologie générale*, trad. Hédon, p. 322.

Digitized by Google

En outre, si l'on examine tous les cas offerts par les noyaux que nous avons représentés, on constate que tout se passe comme si le noyau était, au moment du gel, le siège d'un double phénomène :

1° Une vacuolisation, aboutissant à la formation d'une ou plusieurs lacunes ou vésicules aqueuses à l'intérieur du noyau. C'est à cette formation de lacunes que serait due la naissance d'un réseau à mailles larges et à filaments épais.

2° Un déversement du contenu de ces vésicules dans la grande vacuole cytoplasmique, déversement qui s'effectuerait soit par éclatement du noyau dans cette vacuole, soit par simple diffusion du liquide à travers la mince lame de protoplasma qui sépare ces deux éléments. A la direction de l'eau ainsi expulsée correspond l'orientation polaire de la partie chromatique du noyau.

Etudions successivement ces deux phénomènes.

1° *Vacuolisation du noyau.* — Nous concevons que sous l'action du gel il se fait une séparation de plus en plus complète entre le nucléoplasma et l'eau que renferme le noyau. Le nucléoplasma, devenant moins aqueux, par suite moins liquide et plus chromatique, prendrait la forme d'un réseau à mailles larges et à filaments épais. L'eau, se séparant du reste du noyau, s'assemblerait dans des lacunes, formerait des vésicules de plus en plus volumineuses qui, refoulant devant elles le réseau en le comprimant, finiraient par déterminer les principales structures observées.

Qu'il se forme un grand nombre de ces vésicules, on aura, suivant la nature des cellules étudiées, deux types principaux de structure. Ou bien, la cellule étant riche en cytoplasma, et n'ayant pas de grosse vacuole cytoplasmique, il ne se fait pas de diffusion rapide de l'eau des vésicules nucléaires vers un ou plusieurs pôles. C'est le cas de la plupart des noyaux étudiés dans la Tulipe (Pl. 13, fig. 28, 31, 32) et de quelques-uns de ceux du *Leucoium* (Pl. 13, fig. 18). Ou bien, si la cellule possède une grande vacuole cytoplasmique *V*, il y aura diffusion plus accentuée vers un ou plusieurs pôles, et par suite orientation du réseau nucléaire. C'est le cas de divers noyaux du Narcisse (Pl. 12, fig. 2, 5, 6), du *Leucoium* (Pl. 13, fig. 19) du Haricot (fig. 22).

Qu'il s'établisse dans le noyau de nombreuses vésicules, dont deux plus volumineuses (dont la position est d'ailleurs en rapport

Digitized by Google

avec la proximité du suc cellulaire) on aura l'aspect représenté dans la fig. 2 (Pl. 12).

Certains noyaux n'offrent qu'un petit nombre de vésicules, mais volumineuses, provenant vraisemblablement de la fusion de nombreuses petites lacunes ou vésicules préexistantes. Le développement de ces vésicules a refoulé le réseau chromatique d'une façon variable suivant les cas. On en aura de nombreux exemples en consultant les planches 12 et 13. On y peut distinguer trois types différents :

a. — Trois vésicules principales sont développées (Haricot, fig. 26). La matière chromatique se trouve alors rejetée suivant une large plaque équatoriale et une mince bande méridienne *m*.

b. — Deux grosses vésicules seulement ont pris naissance. Dans ce cas le noyau prend toujours une structure bipolaire, et la matière chromatique, refoulée par le développement des vésicules, se rassemble sous forme de plaque équatoriale continue ou non. Dans certains cas limites la partie centrale de cette plaque s'atténue en épaisseur et devient par suite moins chromatique. La chromatine se trouve alors refoulée dans le seul espace laissé libre entre les vésicules et la membrane nucléaire (Haricot, Pl. 13, fig. 25). Tantôt (Haricot, fig. 25) les vésicules sont comme renflées, comme près d'éclater pour se déverser dans le suc cellulaire. Tantôt le noyau reste parfaitement sphérique, comme si, au fur et à mesure que l'eau se rassemble dans des lacunes de plus en plus grandes, elle diffusait au dehors sans qu'il y ait turgescence ou gonflement du noyau. Ce dernier cas est de beaucoup le plus fréquent (Narcisse, fig. 4 ; Haricot, fig. 23, 24 ; Tulipe, fig. 34).

c. — Une unique grosse vésicule s'observe dans le noyau. Si cette vésicule unique tire son origine de la fusion de deux grosses vésicules préexistantes, on a pour ainsi dire le cas limite du précédent, et la structure bipolaire du noyau se trouve conservée ; mais alors la plaque chromatique équatoriale ne subsiste que sous forme d'un anneau périphérique (Narcisse, fig. 9, 10, 15, 16 ; *Clivia*, fig. 21). Si au contraire la vacuole prend naissance excentriquement, elle refoule par son développement toute la chromatine sur l'une des faces du noyau, et l'on a la structure unipolaire typique qui a été représentée dans les fig. 11 (Narcisse), 20 (*Leucoium*), 35 et 36 (Tulipe).

Digitized by Google

La formation de lacunes ou de vésicules aqueuses dans la masse du noyau, tantôt nombreuses et petites, tantôt volumineuses et réduites à un petit nombre (trois, deux ou même une seule) suffit donc pour rendre compte de tous les cas si variés de répartition de la chromatine que nous avons observés.

Mais n'est-ce là qu'une hypothèse permettant d'interpréter les faits, ou bien sommes-nous en présence d'un phénomène réel ? Il nous paraît que le processus de la sortie de l'eau du noyau, processus dont nous avons pu fixer quelques stades, et que nous allons développer maintenant, ne laisse aucun doute sur la réalité du phénomène.

2° *Sortie de l'eau du noyau.* — Le passage de l'eau du noyau dans la vacuole cytoplasmique peut en effet s'effectuer de deux façons. Il peut y avoir simple osmose à travers la lame protoplasmique qui sépare les deux masses liquides. On s'explique de la sorte comment certains noyaux, tout en diminuant considérablement de volume, gardent leur forme régulière et conservent leur membrane intacte (Narcisse, Pl. 12, fig. 15, 16 ; Haricot, Pl. 13, fig. 23, 24 ; Lupin, Pl. 13, fig. 37) (1).

Mais la sortie de l'eau du noyau peut se faire par un processus différent. Il peut y avoir un véritable boursoufflement du noyau ; dans le cas de certaines cellules du Haricot (Pl. 13, fig. 25 et 26), le boursoufflement n'est pas douteux ; il est dû à ce qu'en même temps que le noyau diminue de volume, les vésicules font hernie à sa surface.

Il peut même se faire une rupture de la membrane nucléaire, une sorte d'éclatement du noyau par suite de la turgescence plus grande de la vésicule, et alors l'eau que renferme le noyau se déverse d'un seul coup dans la vacuole cytoplasmique. C'est ce phénomène particulièrement net qui semble avoir été saisi sur le vif et fixé dans les noyaux que représentent les fig. 29 et 30 de la Pl. 13 (Tulipe), 44 de la Pl. 14 (Jacinthe). Une fois effectuée cette sortie brusque de l'eau, le noyau revient sur lui-même et reprend une forme plus régulière.

(1) Dans le noyau de Narcisse (coupe optique, Pl. 12, fig. 9 *a*) on observe aux deux pôles une incurvation de la membrane vers l'intérieur. Cette incurvation s'explique par ce fait qu'en ces points la membrane distendue par les vésicules nucléaires est mince, et soit par la plasmolyse due au gel, soit par l'action du liquide fixateur de Flemming, elle se rétracte plus fortement que le reste du contour.

Digitized by Google

Le fait que dans certains cas on assiste pour ainsi dire à un véritable éclatement du noyau par rupture de la membrane sous l'action de la pression interne, confirme bien, nous semble-t-il, l'explication que nous avons proposée.

B. — Phénomènes qui se passent dans le Cytoplasma.

Sous l'action du gel, le cytoplasma est, comme nous l'avons vu, le siège d'une vacuolisation générale, à la suite de laquelle il offre une structure écumeuse qui a été représentée dans quelques figures seulement (fig. 4, 5, 19, 33, 43). Il est difficile de se rendre compte de la nature de cette vacuolisation. Il n'y a pas ici congélation sur place de l'eau que renferme le cytoplasma, comme dans les expériences de Molisch sur le protoplasma nu des Amibes : la structure écumeuse observée ici n'a donc pas même origine que l'état spongieux du corps d'un Amibe tué par congélation. D'ailleurs le faciès du protoplasma dans les deux cas est bien différent. Dans le cas d'un Amibe congelé puis dégelé, on a une masse spongieuse à mailles irrégulières ; dans le cytoplasma des tissus gelés, au contraire, la vacuolisation est le plus souvent fine et régulière. Cette différence est si nette qu'elle suffirait même, à défaut d'autres preuves, pour démontrer que le protoplasma n'est au moment du gel le siège d'aucune formation de cristaux de glace intracellulaires.

Bien qu'on ne puisse préciser la nature de la vacuolisation dont le cytoplasma est le siège, on peut toutefois, après ce que nous avons vu à propos du noyau, admettre qu'il se fait là encore une séparation entre du protoplasma devenant moins aqueux et de l'eau qui s'en échappe. Cette eau se rassemble en petites gouttelettes sphériques qui restent incluses dans une masse générale de nature albuminoïde, et qui peut-être cèdent par osmose leur eau au milieu ambiant.

Si maintenant nous résumons les notions qui nous semblent acquises par l'étude des faits précédents, nous pourrons conclure de la façon suivante :

Par l'action du gel il se fait une congélation d'eau à l'extérieur des cellules, dans les lacunes ou méats intercellulaires. Cette congélation détermine un appel de l'eau de la cellule vers le dehors. L'appel se fait sentir tout d'abord sur le suc cellulaire ; puis son

Digitized by Google

action retentit tout d'abord sur le cytoplasma et le noyau, qui se vacuolisent et perdent peu à peu une part de l'eau qu'ils renferment.

La vacuolisation du cytoplasma est morphologiquement peu différenciée, et les phénomènes qui s'y passent sont difficiles à suivre; il est probable que les vésicules aqueuses qui s'y forment laissent peu à peu diffuser leur eau au dehors.

Pour le noyau, grâce à la présence de la matière chromatique dont on peut déceler la répartition à l'aide des réactifs colorants, on peut suivre les étapes du phénomène avec plus de précision. On constate que par le gel il se fait à l'intérieur du noyau une séparation entre le nucléoplasma et l'eau. Le nucléoplasma, devenant moins liquide et plus chromatique, prend la forme d'un complexe (réseau ou ensemble d'alvéoles) à mailles larges ou à trabécules épais. L'eau se séparant du reste du noyau, se rassemble dans des lacunes ou vésicules de plus en plus volumineuses qui refoulent peu à peu le nucléoplasma à la périphérie.

L'appel d'eau dû à la congélation provoquant une exosmose rapide du contenu des vésicules nucléaires, on conçoit que les troubles mécaniques ainsi apportés dans la texture du noyau déterminent une orientation des éléments nucléaires vers le point ou les points de diffusion maxima.

Il en résulte une véritable polarité du noyau congelé et généralement une structure uni — ou bipolaire, les pôles étant les points où l'exosmose de l'eau se fait avec le plus de facilité. Enfin, conséquemment, les pôles correspondent toujours aux points de la surface du noyau où celui-ci n'est séparé du suc cellulaire que par une mince couche protoplasmique, où par conséquent la vitesse de diffusion est maxima.

Hypothèse permettant d'expliquer l'appel d'eau produit par la congélation

Comment expliquer que le gel détermine dans une cellule une exosmose de l'eau ? L'hypothèse qui nous paraît la plus vraisemblable est la suivante :

On sait que Nägeli, dans sa *théorie micellaire*, admet que la membrane cellulaire renferme dans toute sa masse de l'eau interposée entre les micelles; il existerait, par suite, à la surface externe

Digitized by Google

des membranes cellulaires, dans les régions qui délimitent les méats ou les lacunes aérifères, une mince couche liquide. Il est raisonnable d'admettre qu'à l'état normal cette couche liquide renferme les mêmes substances dissoutes que la cellule, à une concentration telle qu'il y ait équilibre osmotique.

L'abaissement de température détermine en premier lieu la congélation partielle de cette couche liquide. Il s'y forme aux dépens d'une certaine quantité d'eau pure, des cristaux de glace ; de ce fait, le liquide restant acquiert aussitôt une concentration plus forte et par suite l'équilibre osmotique est rompu. On est alors en présence du phénomène bien connu de la plasmolyse. Ici, comme lorsqu'une cellule turgescente est plongée dans un liquide de concentration suffisante, il se fait une exosmose de l'eau contenue dans la cellule.

Mais, par l'action continue du froid, cette eau se congèle au fur et à mesure de sa sortie, et par suite l'équilibre osmotique se trouve incessamment rompu. Une masse d'eau de plus en plus considérable sort donc de la cellule par l'action du gel.

Si cette hypothèse est exacte, la présence ou l'absence de méats doit jouer un rôle important dans la résistance au gel : on sait précisément que les plantes dépourvues de méats (Conifères, Mousses) gèlent difficilement.

***

COMPARAISON AVEC LES PHÉNOMÈNES DE PLASMOLYSE ET DE FANAISON

Nous en sommes arrivés à ce point que les principaux faits d'ordre cytologique observés lors du gel peuvent s'expliquer par une simple exosmose de l'eau, exosmose qui se ferait, dans le noyau surtout, par un processus morphologique bien défini. Si cette façon d'interpréter les faits est bien conforme à la réalité, on doit pouvoir arriver à reproduire les mêmes phénomènes morphologiques en privant d'eau les cellules similaires de la même plante par d'autres procédés.

C'est en effet ce que nous avons vérifié en provoquant la déshydratation des cellules du parenchyme de Narcisse par trois procédés différents, à savoir :

Digitized by Google

a. — Par plasmolyse ;
b. — Par fanaison lente ;
c. — Par fanaison rapide.

Examinons successivement les résultats obtenus avec ces trois méthodes différentes.

A. — Plasmolyse

Depuis les remarquables travaux de de Vries, on sait par quel mécanisme se produit l'exosmose de l'eau d'une cellule quand on plonge cette cellule dans une solution suffisamment concentrée d'une substance telle que la glycérine, le sucre, le salpêtre, etc. Il y a alors plasmolyse : il se produit une diminution de volume de la cellule et une contraction du protoplasma provoquées par une sortie de l'eau du suc cellulaire. Avec une solution suffisamment concentrée et en opérant pendant un temps suffisamment long, on peut priver ainsi les cellules végétales d'une grande partie de leur eau et amener la mort de la cellule.

Nous avons plasmolysé les cellules du parenchyme de Narcisse en plongeant une coupe un peu épaisse de cet organe dans une solution de glycérine à 10 °/₀, additionnée d'un peu d'éosine. L'éosine ne modifie en rien les phénomènes de plasmolyse, mais en se fixant partiellement sur le protoplasma et le noyau, elle permet de suivre plus facilement les divers stades de déshydratation.

Notre attention s'est portée de préférence sur les mêmes cellules que celles qui nous avaient fourni les résultats les plus nets à propos du gel, et aussi sur les petites cellules du parenchyme vasculaire qui sont voisines des précédentes. Nous avons pu de la sorte observer les phénomènes suivants :

Dès que la plasmolyse commence à faire sentir son action, on voit le noyau de ces cellules se vacuoliser. Une ou plusieurs vésicules claires se forment ainsi dans l'intérieur du noyau. Elles peuvent se fusionner deux à deux et augmenter de volume. Celles qui occupent une situation excentrique se rapprochent peu à peu de la surface et bientôt chacune d'elles vient faire hernie au dehors (Pl. 14, fig. 53, 54, 55). Lorsque la hernie est trop prononcée, la vésicule recouverte d'une très mince couche de cytoplasma éclate au dehors et déverse son contenu dans la grande vacuole cellulaire. La fig. 54 montre sur un noyau pariétal deux stades successifs du

Digitized by Google

phénomène. En 54 *a*, deux vésicules sont visibles : l'une d'elles fait hernie au dehors. En 54 *b*, cette vésicule en hernie a crevé en déversant au dehors une partie de son contenu.

Si le noyau est, comme dans la fig. 53, porté par une lame médiane de protoplasma, il se trouve en contact, par deux régions opposées, avec la grande vacuole cytoplasmique. Aussi se forme-t-il en lui deux groupes de vésicules : trois de ces vésicules ont été représentées faisant hernie à l'extérieur.

Enfin la fig. 55 représente un noyau plasmolysé où une vésicule sur le point d'éclater fait hernie dans le suc cellulaire.

Tous ces aspects ont été observés sur le vivant. Ils font comprendre le mécanisme de la déshydratation du noyau par ce procédé. On voit que par suite d'un appel d'eau consécutif de la plasmolyse, le noyau cède une partie de son eau sous forme de vésicules qui se différencient à son intérieur, grandissent, se fusionnent, se rapprochent de la surface et finalement éclatent au dehors.

Le mécanisme de ce phénomène est remarquablement analogue à celui par lequel les mêmes cellules réagissent contre le gel. Or, puisque dans le cas de la plasmolyse on est manifestement en présence d'une exosmose de l'eau, on a évidemment affaire lors du gel au même phénomène.

Dans ses intéressantes recherches sur la plasmolyse, de Vries (1) a observé, dans les cellules de l'épiderme de *Tradescantia discolor*, des phénomènes qui, bien que portant sur des éléments différents, sont tout à fait identiques à ceux-ci. En plasmolysant avec une solution de sucre à 10 °/₀, il a constaté qu'au bout de cinq jours le contenu cellulaire contracté autour de la vacuole, est réduit au tonoplaste et à de minces bandes de protoplasma recouvrant celui-ci ; le reste du protoplasma et le noyau sont morts.

A ce stade, il se fait dans la masse contractée des hernies, des ampoules saillantes à l'extérieur, qui offrent les plus grandes analogies avec les hernies du noyau plasmolysé dans nos propres expériences. Bien qu'il s'agisse dans le premier cas d'une masse protoplasmique, dans le second cas d'un noyau, on observe des effets de même nature, parce que la cause physique qui les produit est la même.

(1) H. de Vries : *Plasmolytische Studien*. Jahrb. für wiss. Bot. t. XVI, p. 466.

Digitized by Google

Certaines des figures nucléaires ou cytoplasmiques obtenues par nous ne sont pas non plus sans rappeler les aspects figurés par Schwarz (1) dans son important travail sur le protoplasma. En particulier, dans les expériences de Schwarz, l'action de l'eau détermine, dans le noyau et les leucites, des gonflements à la suite desquels se produisent des hernies à la surface de ces éléments.

Ces hernies, qui finissent par éclater au dehors, sont des vésicules aqueuses de même formation que celles que nous avons obtenues dans nos expériences. Elles sont, comme celles-ci, dues à des phénomènes d'osmose, et, dans le noyau par exemple, se produisent aux points de moindre résistance de la surface ; la seule différence est que, dans les expériences de Schwarz, le noyau se gonfle, et que, dans les nôtres, il diminue de volume.

B. — Fanaison.

Il était intéressant de rechercher si la fanaison naturelle des feuilles coupées, qui se produit par dessiccation à l'air libre et correspond à une perte d'eau considérable, ne déterminerait pas, dans les cellules végétales, des phénomènes cytologiques de même ordre que ceux qui viennent d'être décrits.

A notre connaissance, la fanaison des cellules végétales n'a pas été étudiée au point de vue cytologique. On admet que dans ce cas la mort des cellules provient d'un abaissement de la teneur en eau du protoplasma à un degré incompatible avec sa vie ; mais on s'est borné, ici comme pour le cas du gel, à constater la désagrégation du contenu cellulaire, sans rechercher si, dans des cas spéciaux, on ne se trouverait pas en face de phénomènes morphologiquement définis.

Or il se trouve qu'il en est parfaitement ainsi : pour les cellules du parenchyme de Narcisse en particulier, la fanaison conduit à des modifications nucléaires et cytoplasmiques de tous points comparables aux effets du gel et de la plasmolyse.

(1) Fr. Schwarz : *Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas* (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, t. V, p. 1).

Digitized by Google

Nous avons provoqué la fanaison des feuilles de Narcisse par deux procédés bien différents :

a. — *Fanaison lente.* — Nous avons d'abord abandonné à la dessiccation naturelle quelques feuilles coupées. Au bout de 48 heures, l'organe étant complètement fané, il a été fixé au liquide de Flemming ; puis des coupes transversales minces ont été faites et colorées comme précédemment.

b. — *Fanaison rapide.* — Nous avons voulu aussi provoquer une fanaison rapide des cellules de Narcisse. A cet effet, nous avons soumis des feuilles coupées à une prompte dessiccation, dans un appareil où le vide était fait jusqu'à obtenir une pression de quelques centimètres de mercure seulement, et où l'eau était constamment absorbée par de l'acide sulfurique. Au bout de deux heures, la fanaison était complète.

Dans l'un et l'autre cas nous avons retrouvé les mêmes aspects des cellules et des noyaux. Que l'exosmose de l'eau se fasse vite ou lentement, elle détermine dans les cellules des phénomènes analogues que nous allons décrire succinctement.

Les coupes montrent, soit dans le parenchyme lacuneux, soit dans le parenchyme vasculaire, des cellules mortes par dessiccation, entièrement plasmolysées, où le cytoplasma est abondamment vacuolisé (Pl. 13, fig. 42 ; Pl. 14, fig. 45, 46, 47 *pv*), et où les figures nucléaires chromatiques sont tout-à-fait analogues à celles que nous avons décrites plus haut.

On y voit, en effet, des noyaux toujours plus ou moins vacuolisés, et la disposition du réseau ou du complexe alvéolaire qui sépare les vésicules nucléaires rappelle à s'y méprendre les figures les plus caractéristiques des noyaux gelés. On retrouvera par exemple, dans la fig. 40, un noyau du parenchyme lacuneux où les vésicules sont nombreuses et petites et où le réseau intercalé présente une légère orientation bipolaire.

Les noyaux des petites cellules du parenchyme vasculaire ont montré fréquemment la même réaction. Dans la fig. 39 (Pl. 13), on a une véritable orientation bipolaire, avec plaque chromatique équatoriale épaisse. Les noyaux des fig. 41 (Pl. 13), 51 et 52 (Pl. 14) ont un anneau équatorial plus ou moins discontinu ; dans les fig. 41 (Pl. 13) et 52 (Pl. 14) en particulier, cette disposition de la chro-

Digitized by Google

matine est en relation évidente avec la position du noyau entre deux vacuoles cytoplasmiques.

On peut trouver enfin, ici comme dans les noyaux gelés, un anneau chromatique équatorial continu. Tantôt cet anneau est resté la seule partie colorable du noyau (Pl. 14, fig. 50), tantôt il en part, vers les deux pôles, des fibrilles méridiennes devenant très vite achromatiques (Pl. 14, fig. 48). Le plus souvent, l'anneau chromatique équatorial est mince, mais parfois aussi il forme un relief circulaire tout autour du noyau, comme le cas s'est déjà présenté pour certaines cellules gelées (Pl. 12, fig. 10).

Enfin, nous signalerons pour terminer, le cas de la fig. 42, relatif à une cellule du parenchyme lacuneux, où le noyau sphérique, situé dans une bande transversale de protoplasma, a pris une structure bipolaire (avec anneau chromatique superficiel) manifestement en rapport avec la faible épaisseur du cytoplasma qui recouvre les deux pôles.

Ces exemples, qu'il serait facile de multiplier, montrent un parallélisme frappant entre les déformations cellulaires dues à la fanaison et les déformations dues au gel, parallélisme qui ne peut s'expliquer que si l'on admet l'identité des causes dans les deux cas.

Ces raisons viennent s'ajouter à celles que nous ont fournies les phénomènes de plasmolyse pour justifier notre manière de voir. Il en résulte que les phénomènes de gel sont bien corrélatifs d'une exosmose d'eau des cellules, non seulement de l'eau du suc cellulaire, mais de l'eau qui entre dans la masse même du protoplasma et du noyau, et que cette exosmose d'eau peut s'effectuer par un processus morphologique défini.

Nous sommes les premiers à avoir apporté *une démonstration directe d'ordre cytologique* de cette manière de voir.

(*A suivre*).

Digitized by Google

SUR LA DÉCOMPOSITION

DES

MATIÈRES PROTÉIQUES DANS LES PLANTES

par Mlles H. KARAPÉTOFF et M. SABACHNIKOFF

La question de la décomposition des matières protéiques dans les plantes fut mentionnée pour la première fois par Boussingault (1), qui considérait l'asparagine comme le produit d'une telle décomposition.

Plus tard, M. Pfeffer (2) constata la présence d'asparagine par la méthode microchimique dans les plantes légumineuses, cultivées dans l'obscurité.

Mais les recherches les plus détaillées appartiennent à M. Borodine (3). La méthode bien pratique, qu'il appliqua le premier dans la science, lui permit de trouver de l'asparagine dans la plupart des plantes privées de lumière et d'aliments.

Cette méthode fut appliquée largement par M. Schulze (4), qui réussit à démontrer la décomposition quantitative des matières protéiques.

Toute une série d'autres recherches moins importantes établit incontestablement le même fait.

M. le professeur Palladine nous proposa de répéter les expériences de M Schulze et d'étudier les effets de la privation des aliments sur la transformation des protéines non digestibles ou nucléines.

Cette question est d'autant plus intéressante, qu'il y a dans les travaux de M. Palladine des indications montrant que de la quantité des matières protéiques non-digestibles dépend l'énergie respiratoire des plantes.

(1) *Boussingault* : *Agronomie, chimie agricole et physiologie.* IV, 1868 p. 265.
(2) *Pfeffer* : Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Botanik, VIII, 1872.
(3) *Borodine* : Bot. Zeitung, 1878.
(4) *Schulze und Bosshard* : Zeitschr. f. physiolog. Chem , IX, 1885. *Schulze*, Landw. Jahrb., 1888, p. 703.

Digitized by Google

Nous opérions de la façon suivante : après avoir coupé les germes de quinze jours du froment et de l'orge, nous les partagions en deux parties, dont l'une était privée de lumière et d'aliments, l'autre tuée instantanément par le séchage. Ensuite, nous déterminions dans ces plantes la quantité totale d'azote, d'azote protéique et d'azote nucléique, d'après la méthode de Kjeldahl.

Les protéines étaient dosées à l'aide de l'hydrate d'oxyde de cuivre et les nucléines avec le jus gastrique, d'après la méthode de Stutzer. A ces expériences furent encore ajoutées des recherches relatives à la question de l'influence du sucre sur la transformation des nucléines.

Les expériences étaient exécutées pendant les mois de janvier, février et mars.

Pour déterminer la quantite totale d'azote, nous prenions environ 1 gramme de la matière sèche ; pour déterminer l'azote protéique 1,5 gr., et pour l'azote nucléique, 2 gr.

EXPÉRIENCE N° 1

Les plantules de Blé germées, vertes de quinze jours, contenaient les quantités d'azote suivantes en 0/0 de la matière sèche.

PLANTES ENLEVÉES DU SOL	APRÈS LA CULTURE DE 6 JOURS DANS L'OBSCURITÉ	APRÈS LA CULTURE DE 6 JOURS SUR LA SOLUTION DE SUCRE A 1 0/0 DANS L'OBSCURITÉ
	L'azote total	
5.55	5.73	5.81
5.31	5.63	5.71
	L'azote protéique	
3.67	2.12	
3.66	2.02	
	L'azote nucléique	
0.32	0.41	
0.34	0.43	0.42
0.34	0.43	0.43
0.36	0.48	

Digitized by Google

Ainsi dans 100 parties d'azote total contiennent :

	L'azote protéique	
67.5	37.3	
67 6	35.5	
	L'azote nucléique	
5.89	7.57	7.30
6.26	7.57	7.46
6.26	7.83	
6.62		

EXPÉRIENCE N° 2

Les plantules d'Orge germées, vertes, de quinze jours, contiennent les quantités d'azote suivantes en 0/0 de la matière sèche.

PLANTES ENLEVÉES DU SOL	APRÈS LA CULTURE DE 5 JOURS DANS L'OBSCURITÉ	APRÈS LA CULTURE DE 9 JOURS DANS L'OBSCURITÉ
	L'azote total	
6.51	7.72	7.11
	L'azote nucléique	
0.45	0.54	0.23
0.47	0.64	0 23
0.48		0.25
		0.28

Ainsi dans 100 parties total contiennent :

	L'azote nucléique	
7.23	7.00 (?)	3.23
7.38	8.30	3.51
6.91		3 94

Exemples des données analytiques :

1. — *Le froment dès qu'il a été enlevé du sol.*

a) 1gr.011 de la matière sèche contient 0gr.056159520 d'azote total ou 5,55 °/₀ ;

Digitized by Google

b) 1gr·5004 de la matière sèche contient 0gr·05503396 d'azote protéique ou 3.66 °/₀ ;

c) 2gr·0066 de la matière sèche contiennent 0gr·007203584 d'azote nucléique ou 0.36 °/₀ ;

d) 2gr·0145 de la matière sèche contiennent 0gr·006907384 d'azote nucléique ou 0.37 °/₀.

2. — *Le froment après la privation des aliments de six jours.*

a) 1gr·0156 de la matière sèche contient 0gr 05819388 d'azote total ou 5,73 °/₀ ;

b) 1gr·5021 de la matière sèche contient 0gr·009785263 d'azote protéique ou 2,16 °/₀ ;

c) 2gr·0145 de la matière sèche contiennent 0gr·009785263 de l'azote nucléique ou 0,48 °/₀ ;

d) 2gr·0045 de la matière sèche contiennent 0gr·008625344 d'azote nucléique ou 0.43 °/₀ ;

3. — *Le froment après la culture de cinq jours sur la solution du sucre à 1 °/₀.*

a) 1gr·0902 la matière sèche contient 0gr·062284896 d'azote total ou 5.71 °/₀ ;

b) 1gr·775 de la matière sèche contient 0gr·00745108 d'azote nucléique ou 0,42 °/₀.

Ainsi ces expériences indiquent qu'en l'absence d'aliments les matières protéiques non digestibles se décomposent difficilement et que pendant les premiers jours leur quantité augmente, quoique la quantité totale des matières protéiques diminue considérablement ; ce n'est qu'après un jeûne prolongé (neuf jours pour les plantules d'Orge) que la quantité des matières protéiques non digestibles diminue.

Saint-Pétersbourg. Laboratoire de botanique de l'Ecole supérieure féminine.

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE

PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE

PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1897-1900

par M. R. ZEILLER (Suite).

II. — Organismes problématiques et végétaux inférieurs

A. — *Organismes problématiques et Algues.*

Quelques observations nouvelles ont été faites sur divers types d'empreintes problématiques : c'est ainsi, tout d'abord, que M. Staub a constaté, dans des bacs servant, pour la préparation mécanique du kaolin, au dépôt des boues les plus fines, la formation d'empreintes (1) simulant, les unes des sortes de frondes pinnatifides, analogues à des thalles de *Marchantia* ou à des frondes de *Cycadopteris*, les autres comparables à des rameaux de Lépidodendrons.

M. Th. Fuchs a, de son côté, obtenu expérimentalement (2), soit par soufflage sur une pâte argileuse semi-fluide, soit par écoulement de matières visqueuses, des empreintes, en creux ou en relief, offrant les caractères de divers types, classés jadis parmi les Algues, tels que *Münsteria*, *Spirophyton*, *Nemertilites*, *Nereites*, *Phyllochorda*, etc., sans cependant qu'il soit possible d'affirmer que ces types ne représentent jamais que des empreintes mécaniques.

Les observations de M. Udden (3) concordent avec celles de M. Fuchs pour certains Spirophytes du Dévonien moyen d'Amérique, qui paraissent formés d'une boue fluide ayant coulé sur elle-même, et dans laquelle on retrouve de petits débris de coquilles; l'auteur est porté à y voir des déjections d'animaux marins, qu'il présume pouvoir être des Holothuries.

(1) M. Staub : *Ueber die durch rinnendes oder sickerndes Wasser erzeugten pflanzenähnlichen Abdrücke* (Földt. Közlöny, XXVIII, p. 300-305, 1 fig.; p. 341-342; 1898).

(2) T. Fuchs : *Vorläufige Mittheilung über einige Versuche, verschiedene, in das Gebiet der Hieroglyphen gehörige problematische Fossilien auf mechanischen Wege herzustellen* (Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien, CV. Abth. I, p. 417-432; 1897).

(3) J.-A. Udden : *Fucoids or Coprolites* (Journ. of Geology, VI, p. 193-198, pl. 7,8; 1898).

Digitized by Google

M. Squinabol avait annoncé il y a quelques années que les *Helminthoida* représentaient le moulage de sillons creusés dans la vase par des Mollusques y cherchant leur nourriture : l'animal promenant son organe buccal de droite à gauche et de gauche à droite et progressant en même temps peu à peu, produisait ainsi un sillon plusieurs fois replié en une série d'arcs parallèles à peu près équidistants. Il a reconnu récemment (1) sur des échantillons particulièrement bien conservés, provenant des environs de Gênes, que le cordon en relief qui constitue l'*Helminthoida labyrinthica*, au lieu d'être continu et uniforme, se compose en réalité d'une série de petites crêtes transversales séparées par des sillons, et offre ainsi, dans ses derniers détails, les caractères constatés sur les moulages des sillons creusés dans la vase par l'organe buccal des Patelles ou des Limaces; l'interprétation de ce type est ainsi définitivement mise hors de doute. Au contraire, on n'observe rien de semblable sur les cordons, à sinuosités plus irrégulières, des *Helminthopsis*, qui représentent certainement des cordons excrémentitiels de consistance terreuse.

Le genre problématique *Oldhamia*, du Silurien inférieur (Cambrien) et moyen, a fait l'objet d'une étude détaillée de la part de M. Sollas (2), qui, après comparaison avec des empreintes provenant de traces de vers, conclut, d'après les différences qu'il relève, que les *Oldhamia*, tout au moins l'*Old. radiata*, correspondent à des organismes véritables, et représentent peut-être les empreintes en creux laissées par une Algue du groupe des Siphonées verticillées.

Il se pourrait qu'il fallût également rapporter à ce groupe d'Algues une nouvelle espèce du même genre *Oldhamia*, observée par M. Walcott (3) dans le Cambrien supérieur ou l'Ordovicien inférieur des Etats-Unis, *Old. occidens*, qui présente un axe portant des bouquets de filaments verticillés, à aspect rappelant les Astérophyllites.

Dans le groupe complexe des Chondritées, M. Staub (4) a étudié un échantillon de *Chondrites Gœpperti*, du Culm de Silésie, qui, d'après la disposition rayonnante de ses branches et leur ramification irrégulière, paraît bien devoir être considéré comme représentant des traces de vers, analogues à quelques-unes de celles sur lesquelles M. Nathorst a appelé l'attention. Par contre M. Schubert (5) rapporte aux Algues,

(1) S. Squinabol : *Sulla vera natura della Helminthoida* (Atti Soc. veneto-trentina di sc. nat., 1899, 11 p., 3 fig.).

(2) W.-J. Sollas : *Fossils in the Oxford University Museum.* Ichnium Wattsii, *a worm-track from the slates of Bray Head ; with Observations of the Genus* Oldhamia (Quart Journ. Geol. Soc., LVI, p. 273 286, pl. XVII-XIX ; 1900).

(3) C.-D. Walcott : *Discovery of the genus* Oldhamia *in America* (Proc. U. S. Nat. Mus., XVII, p. 313-315, 1 fig.; 1897).

(4) M. Staub : *Ueber die « Chondrites » benannten « fossilen » Algen* (Földt. Közlöny, XXIX, p. 110-121, 4 fig.; 1899).

(5) R.-J. Schubert : Chondrites Moldavæ *Schub., ein Algenrest aus dem böhmischen Obersilur* (Neues Jahrb. f. Min., 1900, I, p. 129-132, 2 fig.).

Digitized by Google

sous le nom de *Chondrites Moldavæ*, un échantillon du Silurien supérieur de Bohême, à thalle assez irrégulièrement ramifié, mais représenté par une lamelle charbonneuse, qui en atteste l'origine végétale.

M. Hinckley Barbour a procédé à de nouvelles recherches sur les énigmatiques *Dæmonhelix* ou « tire-bouchons du diable » des couches miocènes des *bad lands* du Nebraska (1), qui se présentent, dans leur forme la plus parfaite, comme un corps cylindrique enroulé en hélice autour d'un axe vertical et mesurant plusieurs pieds de hauteur. On y avait vu tantôt des Algues d'affinités incertaines, et tantôt le moulage de terriers hélicoïdaux creusés par quelque Rongeur. Mais l'auteur a observé sur certains échantillons une structure cellulaire qui ne laisse plus de doutes sur leur origine végétale, sans permettre toutefois d'en déterminer la nature. Il a constaté en outre que leur forme varie d'un niveau à l'autre et semble se perfectionner graduellement de bas en haut. C'est ainsi qu'on passe de simples cordons cylindriques à des plaques aplaties de contour variable, puis à des boules surbaissées, et ensuite à des corps hélicoïdaux à enroulement irrégulier, pour arriver, au niveau supérieur, à la forme typique à spire régulière. La surface de ces corps est relevée de côtes et de filaments saillants enchevêtrés en réseau, rappelant parfois l'ornementation des Bilobites, et qui, sur des coupes transversales, se montrent formés à la périphérie d'un tissu cellulaire, d'aspect analogue au tissu subéreux, circonscrivant une région centrale à structure non conservée. M. Hinckley Barbour se demande si l'on n'aurait pas affaire là à des organes radiculaires de végétaux supérieurs plutôt qu'à des Algues; peut-être la découverte d'échantillons mieux conservés permettra-t-elle de résoudre le problème.

Des corps analogues ont été signalés dans l'Oligocène de Bavière, par M. von Ammon (2), mais ils n'ont fourni aucun élément nouveau d'interprétation.

Comme complément à leur étude des Coccosphères et des Rhabdosphères (3), regardées par eux comme constituant un groupe particulier d'Algues unicellulaires, les Coccosphéracées, MM. Murray et Blackman ont examiné les restes fossiles, Coccolithes et Rhabdolithes, qu'on a assimilés à ces organismes et ont conclu que la plupart d'entre eux n'avaient aucun rapport avec les formes vivantes, que cependant un certain nombre d'échantillons du Crétacé et du Tertiaire appartenaient réellement à ce groupe, et se répartissaient dans l'un et l'autre de ces deux genres.

(1) E.-H. Barbour : *Nature, structure and phylogeny of* Dæmonhelix (Bull. Geol. Soc. America, VIII, p. 305-314, pl. 31-39; 1897).

(2) L. v. Ammon : *Ueber das Verkommen von « Steinschrauben » (Dæmonhelix) in der oligocanen Molasse Oberbayerus* (Geogn. Jahreshefte, XIII, p. 55-69, 1 pl.); 1900).

(3) G. Murray and V.-H. Blackman : *On the nature of Coccospheres and Rhabdospheres* (Phil. Trans. Roy. Soc., CXC, ser. B, p. 427-441, pl. 15, 16; 1898).

Digitized by Google

M. R. Etheridge jun. rapporte (1) aux Nostocacées ou tout au moins en rapproche des filaments à ramification dichotome qu'il a observés dans l'intérieur de Polypiers du Dévonien de la Nouvelle-Galles du Sud, et qui se sont montrés formés de cellules juxtaposées en chapelet, entre lesquelles s'intercalent à intervalles irréguliers des cellules plus grosses, susceptibles d'être regardées comme des hétérocystes; il a créé pour ce type un genre nouveau, sous le nom de *Palæopede*. D'autres Polypiers du même gisement se sont également montrés perforés par des tubes tortueux, que l'auteur regarde comme des Champignons comparables aux Saprolégniées et classe dans le genre *Palæachlya*, créé par lui il y a peu d'années.

Le regretté M. Bleicher (2) a rangé dans les Nostocacées des touffes d'Algues filamenteuses observées par lui dans certains calcaires lacustres du Miocène du Portugal, et que MM. Bornet et Guignard ont reconnues comme très analogues aux *Rivularia*.

Les Siphonées ont fait l'objet de plusieurs travaux, en tête desquels je mentionnerai ceux de M. Stolley (3) sur les genres *Cœlosphæcidium*, *Cyclocrinus* et *Mastopora*, du Silurien de la Baltique, antérieurement classés dans le règne animal et dont l'attribution a été souvent discutée. Ce sont des corps globuleux ou ellipsoïdaux, à surface divisée en petits compartiments hexagonaux tantôt recouverts d'une sorte de calotte diversement ornementée, tout au moins dans le genre *Cyclocrinus*, tantôt creusés en une cavité conique ou hémisphérique au fond de laquelle s'ouvre un canal radial aboutissant à une cavité centrale qui communique avec l'extérieur par une ouverture tubutaire de moindre diamètre. M. Stolley voit dans cette cavité centrale l'axe d'une Siphonée verticillée, à rameaux contigus encroûtés de calcaires, auxquels correspondent les canaux rayonnants qui aboutissent à la périphérie et s'y élargissent en une cupule plus ou moins hémisphérique; il signale cependant quelques particularités qui ne se concilient pas sans difficulté avec cette attribution, notamment l'absence apparente de sommet végétatif, et l'ornementation des calottes qui correspondraient à l'extrémité libre des rameaux, et qui présentent des pores ou des lignes régulièrement disposées, ornementation sans analogue

(1) R. Etheridge jun. : *On two additional perforating bodies, believed to be thallophytic Cryptogams, from the lower palaeozoic rocks of N. S. Wales* (Rec. Austral. Mus., III, p. 121-127, pl. XXIII; 1900).

(2) Bleicher : *Contribution à l'étude lithologique, microscopique et chimique des roches sédimentaires, secondaires et tertiaires du Portugal* (Comm. da direct. das trabalh. geol., III, p. 251-289, pl. I-VII; 1898).

(3) E. Stolley : *Untersuchungen über* Coelosphaeridium Cyclocrinus, Mastopora *und verwandte Genera des Silur* (Archiv f. Anthrop. u. Geol. Schleswig-Holstein, I, p. 177-182, 105 fig.; 1896); — *Neue Siphoneen aus baltischem Silur* (Ibid., III, p. 40-65; 4 fig., pl. I-II, 1898); — *Die siluricches Algenfacies und ihre Verbreitung im skandinavisch baltischen Silurgebiet* (Schleswig-Holstein., Schriften d. naturw. Ver. f. XI, p. 109-131- 1897).

Digitized by Google

dans les formes vivantes. Néanmoins l'ensemble des affinités l'amène à rapprocher ces trois genres des Bornetellées, et il en ajoute un quatrième, sous le nom d'*Apidium*, pour des corps plus petits, pyriformes, à cavité centrale très développée, entourée seulement d'une couche calcaire peu épaisse de cellules prismatiques à peine plus larges que hautes. Il a fait connaître plusieurs espèces nouvelles de ces divers genres, et il a donné en outre de nouveaux détails sur la part qu'ont prise les Siphonées verticillées à la constitution des calcaires ordoviciens de la région de la Baltique. Il est revenu en même temps sur l'un des autres genres précédemment rapportés par lui aux Bornetellées, le genre *Palæoporella*, que l'étude de nouveaux échantillons tendrait à rapprocher plutôt, d'après son mode de ramifications des *Cymopolia*.

M. Kiesow a repris à son tour la discussion relative à ces mêmes genres *Cyclocrinus*, *Cœlosphæridium* et *Apidium* (1), et a contesté l'attribution proposée par M. Stolley, avec laquelle l'ornementation compliquée des calottes ou opercules qui recouvrent l'extrémité périphérique des cellules ne lui paraît pas conciliable. Il persiste à voir dans ces fossiles, du moins dans les genres *Cœlosphæridium* et *Cyclocrinus*, en réunissant à ce dernier le genre *Mastopora*, des animaux, de l'embranchement des Rayonnés, constituant un groupe spécial, parallèle à celui des Cystidés et dérivé sans doute de la même souche. Quand au genre *Apidium*, sa place lui semble demeurer plus douteuse.

Les mêmes difficultés d'attribution ne se présentent plus pour les fossiles du Cénomanien du Mexique étudiés par M. Steinmann (2), qui a reconnu dans les calcaires du Cerro Escamela deux formes spécifiques de Siphonées verticillées, dont l'une, *Triploporella Fraasi*, déjà observée dans le Cénomanien du Liban, fournit sur le genre auquel elle appartient des renseignements nouveaux, rappelant les Dasycladées par son port et les Acétabulariées par ses spores, de manière à constituer en quelque sorte un intermédiaire entre ces deux groupes. L'auteur est amené ainsi à séparer de ce genre *Triploporella* une espèce du Tithonique de Capri, précédemment décrite sous le nom de *Tripl. capriotica*, et qui, rentrant nettement dans le groupe des Dasycladées, doit devenir le type d'un genre nouveau, qu'il désigne sous le nom de *Linoporella*. L'autre espèce décrite dans ce travail appartient à la section *Herouvalina* du genre *Neomeris*.

M. Meschinelli a passé en revue les espèces du genre *Acicularia* (3), et exprimé des doutes sur les affinités de ce genre avec les Acétabulariées ; mais il y a lieu de rappeler que la question avait été tranchée

(1) Kiesow : *Bemerkungen zu den Gattungen Cyclocrinus, Coelosphaeridium und Apidium* (Schrift. naturf. Ges. Danzig, X, p. 77-93, 5 fig. 1899).

(2) G. Steinmann : *Ueber fossile Dasycladaceen vom Cerro Escamela Mexico* (Botan. Zeitung, 1899, p. 137-154, 21 fig.).

(3) L. Meschinelli : *Monographia del genere Acicularia d'Archiac* (Atti R. Istit. veneto di sc., lett. ed arti, IX, p. 777-788, 1 pl.; 1898).

Digitized by Google

par un travail un peu antérieur du Comte de Solms-Laubach, qui, en montrant qu'il fallait rapporter à ce genre une espèce vivante rangée à tort dans le genre *Acetabularia* (1), a définitivement fixé sa place parmi les Acétabulariées.

M. Steinmann a fait connaître, sous le nom de *Boueïna* (2), un nouveau type générique de la famille des Codiacées, rencontré dans le Néocomien supérieur du sud-est de la Serbie, et qui, avec une structure interne pour ainsi dire identique à celle des *Halimeda*, de l'*Halimeda opuntia* en particulier, diffère de ce genre par l'absence de ramification de son thalle, offrant la forme de grêles baguettes cylindriques.

Enfin M. Lorenz von Liburnau (3) a fait connaître, du Flysch préalpin des environs de Salzburg, une nouvelle espèce du genre *Halimeda*, à thalle aplati, divisé en articles réniformes, rappelant le *Hal. macroloba* actuel.

Les Corallinacées fossiles ont fait l'objet, de la part de M. Heydrich, d'un travail de révision (4) dans lequel l'auteur élève au rang de genres les sous-genres proposés il y a quelques années par M. Rothpletz, mais en écartant l'identification avec les types actuels, à raison de l'impossibilité où l'on est, pour les fossiles, d'observer les cystocarpes et les anthéridies. Il admet ainsi trois genres : *Archæolithothamnion* Rothpl., à tétrasporanges réunis par zones les uns à côté des autres, voisin du genre vivant *Sporolithon*; *Sorithamnium* nov. gen., à conceptacles à plusieurs ouvertures, voisin des *Lithothamnium* et *Eleutherospora* actuels; et *Lithothamniscum* Rothpl., à conceptacles à une seule ouverture, voisin du genre *Lithophyllum*.

M. Capeder a décrit en outre (5) plusieurs formes spécifiques nouvelles de *Lithothamnium* provenant de différents niveaux du Tertiaire d'Italie, principalement de l'Helvétien des environs de Turin, et M. Trabucco a également signalé deux nouvelles espèces du Miocène de Toscane (6), qu'il classe dans le genre *Eulithothamnion*, et qui, par conséquent, devraient prendre place dans le genre *Sorithamnium* de M. Heydrich.

Des nombreuses notes consacrées aux Diatomées fossiles, je ne

(1) H. Graf zu Solms-Laubach : *Monograph of the Acetabularieæ* (Trans. Linn. Soc. London, 2e ser., V, p. p. 1-39, pl. I-IV ; 1895).

(2) G. Steinmann : *Ueber Boueïna eine fossile Alge aus der Familie der Codiaceen* (Ber. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br., XI, p. 62-72, 13 fig.; 1899).

(3) J. Lorenz v. Liburnau sen. : *Eine fossile Halimeda aus dem Flyseh von Muntigl bei Salzburg* (Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien, CVI, Abth. I, p. 174-177, pl. 2, 3; 1897).

(4) F. Heydrich : *Eine systematische Skizze fossiler Melobesiae* (Ber. deutsch. bot. Ges., XVIII, p. 79-83; 1900).

(5) G. Capeder : *Contribuzione allo studio dei* Lithothamnion *terziari* (Malpighia, XIV, p. 172-182, pl. VI ; 1900).

(6) G. Trabucco : *Fossili, stratigrafia ed età dei terreni del Casentino* (*Toscana*) (Boll. Soc. Geol. Ital., XIX, p. 699-721, pl. XI ; 1900).

Digitized by Google

mentionnerai ici que celles qui m'ont paru offrir, à un point de vue ou à un autre, un intérêt particulier. De ce nombre est la découverte, par M. Rothpletz (1), dans une éponge fossile du Berriasien de l'Oberland Bernois, c'est-à-dire de l'extrême sommet du Jurassique, de nombreux spécimens d'une Diatomée, que l'auteur rapporte au genre *Pixidicula*. M. Cayeux a, en outre, dans sa belle étude micrographique des roches sédimentaires du bassin de Paris (2), signalé l'existence de Diatomées marines, d'une part à différents niveaux du Crétacé, depuis les gaizes albiennes de Réthel jusque dans le Campanien de la Touraine, d'autre part dans divers tuffeaux éocènes du Nord de la France. Parmi les autres travaux, qui se rapportent tous à des dépôts tertiaires ou quaternaires, je citerai seulement les recherches de M. Tempère sur les phosphates de chaux suessoniens de la Tunisie (3), dans lesquels la conservation des Diatomées laisse quelque peu à désirer et ne permet guère que des déterminations génériques; les études de M. Clerici (4) sur les nombreux et riches gisements diatomifères des environs de Rome, appartenant au Quaternaire, dont il prépare une carte spéciale; le travail de M. Gutwinski sur les Diatomées fossiles de Petrovo-Seljo en Bosnie (5), parmi lesquelles il a relevé une forme nouvelle du *Synedra sceptrum*; l'étude de M. Heiden-Rostock (6) sur les dépôts de Diatomées du lac de Convent, ancien golfe de la Baltique à l'époque de la mer à *Litorina*, aujourd'hui isolé, au fond duquel on trouve des formes d'eau salée, d'eau saumâtre et d'eau douce, parmi lesquelles, sur 331 espèces ou variétés, l'auteur a reconnu 11 espèces nouvelles; de nombreuses notes de M. Edwards (7) sur divers gisements de Diatomées tertiaires ou quaternaires des États-Unis; enfin le travail de MM. Card et Dun (8) sur les couches à Diatomées de la Nouvelle-Galles du Sud, dont une partie, celles de Warrumbugle, appartiennent à l'Eocène ancien, sinon même au Crétacé supérieur.

(1) A. Rothpletz : *Ueber einen neuen jurassischen Hornschwamm und die darin eingeschlossenen Diatomeen* (Zeitsch. deutsch. Geol. Ges., LII, p. 154-161; 1900); — *Nachtrag* (Ibid., p. 388-390; 1900).

(2) L. Cayeux : *Contribution à l'étude micrographique des terrains sédimentaires* (Mém. Soc. Géol. du Nord, IV, Mém. II, 591 p., 10 pl.; 1897).

(3) Tempère : *Sur les Diatomées contenues dans les phosphates de chaux suessoniens du sud de la Tunisie* (C.-R. Acad. Sc., CXXIV, p. 381-382; 1897).

(4) E. Clerici : *Boll. Soc. Geol. Ital.*, XV, p. 477-479; XVI, p. 272-274, p. 336-338; XIX, p. 722-727; 1897-1900.

(5) R. Gutwinski : *Prilog k poznavanju fosilnih Diatomacea u Bosni. Nastaga Diatomacea kod Petrova Sela* (Glasn. Zem. Muz. u Bosni i Hercegovini, X, p. 115-121; 1898).

(6) Heiden-Rostock : *Diatomeen der Conventer Sees bei Doberan von der Litorina- bis zur Jetztzeit* (Mitth. Mecklenb. Geol. Landesanst., X, 10 p., 1 pl.; 1899).

(7) A.-M. Edwards : *Amer. monthly microsc. Journ.*, XVIII, p. 124-125, p. 224-225; XX, p. 53-55, p. 291-294, 1 pl.; XXI, p. 271-275; 1897-1900.

(8) Card and Dun : *Diatomaceous earsh deposits af New South Wales* (Rec. Geol. Surv. N. S. W.., V, p. 128-148, pl. XII-XV; 1897).

Digitized by Google

B. — *Bactériacées, et Constitution des combustibles fossiles.*

Les recherches sur les Bactériacées fossiles, et, plus généralement, sur les micro-organismes des combustibles minéraux, se lient d'une façon si intime aux recherches sur la constitution de ces combustibles qu'il est impossible de les envisager indépendamment les unes des autres, et il devient nécessaire de les grouper sous un titre spécial, à raison du développement qu'elles ont pris dans ces quatre dernières années, tout en demeurant le domaine à peu près exclusif de MM. B. Renault et C.-E. Bertrand, dont les travaux antérieurs sur ce sujet avaient été résumés dans le précédent compte-rendu.

M. B. Renault leur a consacré une trentaine de notes ou mémoires dont je ne mentionne ci-dessous (1) que les principaux, et il a récemment réuni dans un important travail d'ensemble (2), accompagné d'excellentes planches phototypiques, l'exposé des résultats auxquels il est parvenu depuis qu'il a commencé ces investigations si délicates et si complexes, qu'il a fait porter successivement sur tous les types de combustibles fossiles, depuis la houille jusqu'à la tourbe. Outre les Bactériacées qu'il avait déjà signalées dans la houille sous les noms de *Micrococcus Carbo* et *Bacillus Carbo*, il a observé dans certains bois houilliflés de Saint-Étienne et de Commentry des chaînettes, les unes simples, formées de courts articles, les autres allongées en filaments souvent bifurqués, auxquelles il a appliqué respectivement les noms de *Bacillus colletus* et de *Streptothryx anthracis*, cette dernière forme rappelant beaucoup une forme actuelle, rencontrée par lui dans les bois de certaines tourbières, *Cladothryx* ou *Streptothryx Martyi*.

L'étude de nouveaux échantillons de bogheads n'a fait que confirmer la constance de composition de ces combustibles, qui se montrent toujours formés d'Algues, appartenant le plus souvent aux genres *Reins-*

(1) B. Renault : *Houille et Bactériacées* (Bull. Soc. hist. nat. Autun, IX, p. 475-500, pl. XIII; 1897); *Bogheads et Bactériacées* (Ibid., X, p. 433-469, pl. I-IV; 1897); *Sur les organismes des Cannels* (Bull. Mus. hist. nat., 1898, p. 105-111, 6 fig.; p. 204-209, 6 fig.); *Note sur les tourbes* (Ibid., 1899, p. 50-57, 6 fig.); *Considérations nouvelles sur les tourbes et les houilles* (Bull. Soc. hist. nat. Autun, XIII, p. 303-331, 12 fig.; 1900); *Remarques sur les tourbes et les houilles* (Bull. Mus. hist. nat., 1900, p. 202-203); *Du rôle de quelques Bactériacées fossiles au point de vue géologique* (Congrès géol. intern., France 1900, p. 646-663, 13 fig., pl. VII-IX). — B. Renault et A. Roche : *Étude sur la constitution des lignites et des organismes qu'ils renferment* (Bull. Soc. hist. nat. Autun, XI, p. 201-239, pl. XI-XIII; 1898); *Du mode de propagation des Bactériacées dans les combustibles fossiles et du rôle qu'elles ont joué dans leur formation* (Ibid., XI, 2e part., p. 133-147; 1898).

(2) B. Renault : *Sur quelques microorganismes des combustibles fossiles.* Saint-Étienne, in-8°, 460 p., 66 fig., 31 pl. in-fol. (Bull. Soc. ind. min., XIII, p. 865-1169, pl. X-XXV; XIV, p. 5-159, pl. I-V; 1900).

Digitized by Google

chia ou *Pila*, noyées dans une matière fondamentale amorphe, que M. Renault désigne sous le nom de *phytozymose* et qu'il regarde comme devant provenir de l'action microbienne sur les organismes végétaux tenus en suspension dans les eaux où s'est fait le dépôt de ces combustibles : il a reconnu en effet sur les Algues des bogheads et à leur intérieur la présence de nombreux Microcoques, *Micr. petrolei*, occupant la place de la membrane moyenne des cellules, ou disséminés dans la masse désorganisée des thalles, et qui ont pu amener la cellulose, par élimination d'oxygène et d'hydrogène, sous forme notamment de formène et d'acide carbonique, à la composition chimique du boghead.

Dans les cannels, qui se relient aux bogheads par toute une série d'intermédiaires, la matière amorphe constitue l'élément dominant, renfermant en général peu d'Algues, parfois pas du tout, mais contenant une proportion plus ou moins forte de spores ou de grains de pollen, avec quelques autres restes végétaux organisés, tels que fragments de bois ou de cuticules, ou sporanges de Fougères; certains cannels, d'Espagne et d'Amérique, ont offert à M. Renault de nouvelles formes spécifiques d'Algues, des genres *Pila* et *Cladiscothallus*. Beaucoup de ces restes organiques, les macrospores notamment, se montrent envahis par un Champignon microscopique filamenteux, présentant le port d'un *Botrytis carnea* très réduit, que l'auteur a nommé *Anthracomyces cannellensis*; il a observé en outre, à la surface des divers débris végétaux, ou dans leur épaisseur, de nombreux Microcoques qui les ont parfois profondément altérés.

Dans les lignites pliocènes de Durfort, M. Renault a reconnu que les bois de Conifères étaient attaqués par des Microcoques très abondants, un peu plus petits que ceux de la houille, et qu'il désigne comme *Micrococcus lignitum*. Il a retrouvé ces mêmes Microcoques dans les lignites éocènes de l'Hérault qu'il a étudiés en collaboration avec M. Roche, et dans lesquels les auteurs ont constaté en outre la présence de carapaces d'Infusoires, de Diatomées, et de Champignons du groupe des Hyphomycètes, à conidies bien conservées ; ils ont reconnu parmi ceux-ci des espèces des genres vivants *Helminthosporium* et *Macrosporium*, ainsi qu'un nouveau type générique, *Morosporium*, à conidies sessiles, globuleuses ou cylindriques, formées de cellules polyédriques toutes semblables, se rapprochant d'une espèce particulière de *Stemphylium*. Les lignites de Coronel au Chili présentent, ainsi que les charbons oligocènes de Transylvanie, une constitution analogue, et des Champignons de ces mêmes genres ont été également reconnus dans les schistes bitumineux oligocènes du Bois d'Asson et de Ménat, accompagnés de frustules de Diatomées, et à Ménat de squelettes siliceux d'Amiboïdes. Les schistes bitumineux liasiques d'Anina ont de même offert à M. Renault des conidies de *Morosporium*, des mycéliums de Mucédinées, ainsi que de nombreux thalles d'une Algue très voisine pour le moins des *Pila*.

Digitized by Google

Enfin M. Renault a reconnu dans les tourbes une accumulation de débris organiques altérés, presque sans interposition de matière fondamentale : on observe cependant autour de ces débris, ainsi qu'à l'intérieur des cellules, des flocons mucilagineux provenant manifestement de l'action microbienne. Les éléments ligneux se montrent attaqués, tantôt par des Champignons saprophytes, tantôt, et principalement dans les parties profondes, à l'abri du contact de l'air, par des Bactéries variées, des Bacilles mobiles, *Bacillus agilis* et *B. rigidus*, des Streptocoques, *Streptococcus diffluens*, un *Cladothryx* ou *Streptothryx*, *Str. Martyi*, et de très nombreux Microcoques, *Micrococcus paludis*, qui paraissent être les principaux agents de la décomposition des tissus et de la transformation en tourbe.

(A suivre).

425 — Lille, imp. Le Bigot frères. Le Gérant : Th. Clerquin

Digitized by Google

L'INFLUENCE DE LA CONCENTRATION

DES SOLUTIONS SUR L'ÉNERGIE RESPIRATOIRE

ET SUR LA TRANSFORMATION DES SUBSTANCES DANS LES PLANTES

par M. W. PALLADINE et Mlle A. KOMLEFF

La question de l'influence de la concentration des solutions sur les plantes a été étudiée d'une manière très insuffisante. Pour ce qui concerne spécialement l'influence de la concentration sur l'énergie respiratoire, il existe seulement les travaux de M. Iwanowski (1), de M. Puriewitsch (2) et de Kosinski (3). M. Iwanowski a trouvé que le rapport $\frac{CO_2}{O_2}$, durant la multiplication de la levure sur une mince couche d'une solution de saccharose, varie fortement selon le degré de concentration de la solution. De fortes solutions retardent ce développement de levûre. Les recherches étendues de M. Puriewitsch ont démontré que le rapport $\frac{CO_2}{O_2}$, dû à la respiration de l'*Aspergillus*, varie selon le degré de concentration des substances nutritives absorbées. Enfin, le mémoire de M. Kosinski, publié pendant l'exécution du présent travail, a montré que des variations subites dans le degré de concentration de la solution avaient de l'influence sur la quantité d'acide carbonique dégagé par l'*Aspergillus*. Avec une concentration plus faible, Kosinski a constaté une augmentation rapide d'énergie respiratoire. Avec une plus forte concentration, l'effet contraire se remarque.

M. Eschenhagen (4) a observé l'influence de la concentration sur

(1) Iwanowsky : *Recherches sur la fermentation alcoolique*. Saint-Pétersbourg, 1894, p. 45.

(2) Puriewitsch : *Physiologische Untersuchungen über Pflanzenathung*. Pringsheim's Jahrbücher, XXXV, 1900, p. 573.

(3) Kosinsky : Pringsheim's Jahrbücher für wissen. Botanik. XXXVII, p. 137.

(4) Eschenhagen : *Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthun von Schimmelpilzen*, 1889.

Digitized by Google

le changement de croissance de l'*Aspergillus*. M. Wortmann (1) a étudié la croissance des cellules sur des solutions de saccharose. Enfin, les recherches de M. Klebs (2) ont démontré la possibilité de la formation de nouvelles membranes autour de protoplasmes séparés de leur membrane première. M. Dassonville (3) et d'autres investigateurs avant lui ont démontré l'influence de la concentration des sels nutritifs.

La recherche actuelle a été exécutée sur des feuilles étiolées de *Vicia Faba*. Les feuilles enlevées ont été placées sur des solutions de saccharose stérilisées de différentes concentrations et exposées constamment à la lumière solaire, diffuse. Dans un cas seulement — Expérience n° 9 — la culture sur saccharose a été faite dans l'obscurité. La quantité d'acide carbonique dégagé pendant la respiration a été déterminé à l'aide des tubes de Pettenkoffer. L'appareil fut installé d'après la description de Pfeffer. Pour l'expérience, les feuilles ont été enlevées de la solution de saccharose et placées dans un tube en forme d'U que traversait un courant d'air privé d'acide carbonique. Donc, pendant l'expérience, toutes les feuilles reçoivent un excès d'air. Si l'on avait laissé les feuilles sur les solutions de saccharose pendant l'expérience, la respiration intermoléculaire aurait pu facilement avoir lieu (4).

Dans quelques expériences, on a déterminé dans la substance sèche des feuilles, la quantité de matières protéiques non digestibles dans le suc gastrique (5). Les matières protéiques ont été déterminées par la méthode de Stutzer ; quant à l'azote, on le détermina par le procédé de Kjeldahl.

L'influence de la concentration des solutions sur l'énergie respiratoire, ainsi que sur d'autres phénomènes physiologiques, peut être étudiée à deux points de vue différents. Premièrement, on peut étudier, dans une série d'expériences parallèles, l'influence du séjour plus ou moins prolongé sur des solutions de concentrations différentes. En second lieu, on peut étudier l'action de variations subites dans le degré de concentration. Dans le présent Mémoire,

(1) Wortmann : Bot. Zeitung, 1889, p. 229.

(2) Klebs : *Bedingungen der Fortpflanzung*.

(3) Dassonville : Revue générale de Botanique. 1898, X, p. 15.

(4) W. Palladine : Berichte botan. Gesellschaft. 1902, p. 224

(5) La détermination de la quantité des matières protéiques non digestibles a été faite par Mademoiselle Komleff.

Digitized by Google

c'est à ces deux points de vue qu'a été étudiée l'influence de la concentration des solutions de saccharose sur des feuilles étiolées.

I. Influence des différentes concentrations de saccharose sur les cultures.

Expérience N° 1

Les feuilles étiolées de *Vicia Faba* ont été soigneusement mêlées et partagees en trois portions.

a) 3gr·549 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 10 °/₀, à la lumière.

b) 3gr 964 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 20 °/₀, à la lumière.

c) 3gr·678 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 30 °/₀, à la lumière.

Durée du séjour sur les solutions (en jours)	Durée de l'expérience (en heures)	QUANTITÉ D'ACIDE CARBONIQUE DÉGAGÉE (en milligr.)									TEMPÉRATURE
		Saccharose à 10 °/₀			Saccharose à 20 °/₀			Saccharose à 30 °/₀			
		Quantité absolue de CO_2 dégagée	Quantité dégagée par 100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	Quantité dégagée par 10 gr. de substance sèche	Quantité absolue de CO_2 dégagée	Quantité dégagée par 100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	Quantité dégagée par 10 gr. de substance sèche	Quantité absolue de CO_2 dégagée	Quantité dégagée par 100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	Quantité dégagée par 10 gr. de substance sèche	
1	1 1/2	8,0	150,2		3,6	60,5		3,0	54,3		19°
4	»	»	164,8		6,8	114,4		5,4	97,8		18
								Saccharose à 20 °/₀			
8	2	11,2	157,7	44,6	8,4	106,6	29,5	10,4	141,4	36,5	18

A la fin de l'expérience les feuilles ont été lavées et séchées à la température 105°.

Le poids de la substance sèche était :

a) 1gr·2532 ou 35,3 °/₀.

b) 1gr·4190 ou 35,7 °/₀.

c) 1gr·4164 ou 38,4 °/₀.

On a déterminé la quantité de l'azote de matières protéiques non digestibles contenue dans la substance sèche.

Digitized by Google

Saccharose à 10 °/₀

1) 0gr·4160 de substance sèche contiennent 0gr·00719385 d'azote, ou 1,729 °/₀.

2) 0gr·3622 de substance sèche contiennent 0gr·00630872 d'azote, ou 1,740 °/₀.

3) 0gr·4750 de substance sèche contiennent 0gr·00807752 d'azote, ou 1,700 °/₀ ; en moyenne 1,72 °/₀.

Le rapport de la quantité d'acide carbonique, dégagé en une heure, à la quantité d'azote non digestible est :

$$\frac{CO_2}{N} = 0,26.$$

Saccharose à 20 °/₀

1) 0gr·4653 de substance sèche contiennent 0gr·00542432 d'azote, ou 1,16 °/₀.

$$\frac{CO_2}{N} = 0,25.$$

Saccharose à 30-20 °/₀

1) 0gr·4230 de substance sèche contiennent 0gr·00094333 d'azote, ou 0,22 °/₀.

2) 0gr·4430 de substance sèche contiennent 0gr 00117920 d'azote, ou 0,26 °/₀.

3) 0gr 5504 de substance sèche contiennent 0gr·00159192 d'azote, ou 0,28 °/₀ ; en moyenne 0,25 °/₀.

$$\frac{CO_2}{N} = 1,4.$$

Expérience N° 2

Les feuilles étiolées de *Vicia Faba* ont été partagées en quatre portions.

a) 4gr·735 de feuilles ont été séchées.

b) 6gr 080 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 1 °/₀, à la lumière.

c) 5gr·468 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 5 °/₀, à la lumière.

d) 5gr 655 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 10 °/₀, à la lumière.

Digitized by Google

Durée de séjour sur les solutions (en jours)	Durée de l'expérience (en heures)	QUANTITÉ D'ACIDE CARBONIQUE DÉGAGÉE (en mgr.)									TEMPÉRATURE
		Saccharose à 1 °/₀			Saccharose à 5 °/₀			Saccharose à 10 °/₀			
		Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	
5	1/2	9,2	100,9	53,3	15,2	185,2	77,4	11,0	127,7	44,6	19

Le poids de la substance sèche était :

a) 0gr·894 ou 18,8 °/₀.
b) 1gr·1496 ou 18,9 °/₀.
c) 1gr·344 ou 24,5 °/₀.
d) 1gr·573 ou 27,8 °/₀.

Dans la substance sèche a été déterminée la quantité de l'azote non digestible.

Première portion :

1) 0gr 4360 de substance sèche contiennent 0gr·00160704 d'azote, ou 0,36 °/₀.

2) 0gr 4340 de substance sèche contiennent 0gr·0016070 d'azote, ou 0,37 °/₀ ; en moyenne, 0,37 °/₀.

Saccharose à 1 °/₀

1) 0gr·3090 de substance sèche contiennent 0gr·00142848 d'azote, ou 0,46 °/₀.

2) 0gr 3670 de substance sèche contiennent 0gr 001785 d'azote, ou 0,48 °/₀.

3) 0gr·4736 de substance sèche contiennent 0gr 00220224 d'azote, ou 0,46 °/₀ ; en moyenne, 0,46 °/₀.

$$\frac{CO_2}{N} = 1,16.$$

Saccharose à 5 °/₀

1) 0gr·4564 de substance sèche contiennent 0gr·00389136 d'azote, ou 0,85 °/₀.

Digitized by Google

2) 0gr 4296 de substance sèche contiennent 0gr·0035376 d'azote, ou 0,82 °/o.

3) 0gr·5582 de substance sèche contiennent 0gr·00389136 d'azote, ou 0,84 °/o ; en moyenne, 0,84 °/o.

$$\frac{CO_2}{N} = 0,92.$$

Saccharose à 10 °/o

1) 0gr·5122 de substance sèche contiennent 0gr·00288909 d'azote, ou 0,56 °/o.

2) 0gr·5260 de substance sèche contiennent 0gr·002448 d'azote, ou 0,56 °/o.

3) 0gr 5348 de substance sèche contiennent 0gr·00300696 d'azote, ou 0,56 °/o ; en moyenne, 0,56 °/o.

$$\frac{CO_2}{N} = 0,83.$$

Expérience N° 3

Les feuilles étiolées de *Vicia Faba*, très petites, ont été partagées en deux portions :

a) 3gr·971 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 5 °/o, à la lumière.

b) 4gr·037 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 10 °/o, à la lumière.

Durée de séjour sur les solutions (en jours)	Durée de l'expérience (en heures)	QUANTITÉ D'ACIDE CARBONIQUE (en mgr.)						TEMPÉRATURE
		Saccharose à 10 °/o			Saccharose à 5 °/o			
		Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	
1	4	16,0	100.7		21,2	131,1		17
8	3	15,2	127,5		12,8	106,6		16-17
8	2	11,6	186,0	56.0	10,6	138,9	45,2	17-19

Digitized by Google

Le poids de la substance sèche était :

a) 1gr·034 ou 26,0 °/₀.

b) 1gr·218 ou 30,1 °/₀.

Saccharose à 5 °/₀

1) 0gr·462 de substance sèche contiennent 0gr·0011904 d'azote, ou 0,25 °/₀.

2) 0gr·572 de substance sèche contiennent 0gr·00136896 d'azote, ou 0,24 °/₀ ; en moyenne, 0,25 °/₀.

$$\frac{CO_2}{N} = 2,2.$$

Saccharose à 10 °/₀

1) 0gr·4008 de substance sèche contiennent 0gr·0017856 d'azote, ou 0,44 °/₀.

2) 0gr·4464 de substance sèche contiennent 0gr·00189964 d'azote, ou 0,42 °/₀ ; en moyenne, 0,43 °/₀.

$$\frac{CO_2}{N} = 1,0.$$

Expérience N° 4.

Les feuilles de *Vicia Faba*, petites, ont été partagées en deux portions ·

a) 3gr·346 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 5 °/₀.

b) 3gr 788 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 10 °/₀.

DURÉE de séjour sur les solutions (en jours)	DURÉE de l'expérience (en heures)	QUANTITÉ D'ACIDE CARBONIQUE				TEMPÉRATURE
		Saccharose à 5 °/₀		Saccharose à 10 °/₀		
		Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	
2	2 1/2	13,2	157,7	15,2	160,5	17-19
6	3	12,4	123,5	15,2	133,8	18

Digitized by Google

Expérience N° 5.

Les feuilles étiolées de *Vicia Faba* ont été partagées en trois portions :

a) 3gr·639 de feuilles ont été séchées.

b) 4gr·349 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 5 °/₀, à la lumière.

c) 4gr·535 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 20 °/₀, à la lumière.

Durée du séjour sur les solutions (en jours)	Durée de l'expérience (en heures)	QUANTITÉ D'ACIDE CARBONIQUE						TEMPÉRATURE
		Saccharose à 5 °/₀			Saccharose à 20 °/₀			
		Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	
1	1 1/2	7,6	116,5		5.6	82,5		17
15	2	10,0	114,9	41,7	6,4	70,5	18,5	19

Le poids de la substance sèche était :

a) 0gr·744 ou 20,4 °/₀.

b) 1gr·197 ou 27,5 °/₀.

c) 1gr·623 ou 37,9 °/₀.

Dans la substance sèche a été déterminée la quantité de l'azote non digestible.

Première portion :

1) 0gr·356 de substance sèche contiennent 0gr·0011904 d'azote, ou 0,33 °/₀.

2) 0gr·389 de substance sèche contiennent 0gr·00124992 d'azote, ou 0,32 °/₀ ; en moyenne, 0,33 °/₀.

Saccharose à 5 °/₀

1) 0gr 3484 de substance sèche contiennent 0gr·00214072 d'azote, ou 0,61 °/₀.

2) 0gr·3446 de substance sèche contiennent 0gr·00190464 d'azote, ou 0,55 °/₀.

Digitized by Google

3) 0gr 4771 de substance sèche contiennent 0gr·00255936 d'azote, ou 0,53 °/₀ ; en moyenne, 0,59 °/₀.

$$\frac{CO_2}{N} = 0,7.$$

Saccharose à 20 °/₀

1) 0gr 6052 de substance sèche contiennent 0gr 00226176 d'azote, ou 0.37 °/₀.

2) 0gr 5300 de substance sèche contiennent 0gr·00202368 d'azote, ou 0,38 °/₀.

3) 0gr·5485 de substance sèche contiennent 0gr·00214272 d'azote, ou 0,39 °/₀ ; en moyenne, 0,39 °/₀.

$$\frac{CO_2}{N} = 0,5.$$

Expérience N° 6.

Les feuilles étiolées de *Vicia Faba* ont été partagées en deux portions :

a) 4gr 736 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 5 °/₀, à la lumière.

b) 4gr·879 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 20 °/₀, à la lumière.

Durée de séjour sur les solutions (en jours)	Durée de l'expérience (en heures)	QUANTITÉ D'ACIDE CARBONIQUE						TEMPÉRATURE
		Saccharose à 5 °/₀			Saccharose à 20 °/₀			
		Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	
3	1 3/4	11,6	140,0		8.4	98,3		18
8	3	17,2	121,0	45,3	14,4	»	21,2	18

Le poids de la substance sèche était :

a) 1gr·2656 ou 28,8 °/₀.

b) 1gr·7895 ou 36,6 °/₀.

Dans la substance sèche a été déterminée la quantité de l'azote non digestible.

Digitized by Google

Saccharose à 5 °/o

1) 0gr 418 de substance sèche contiennent 0gr·00427544 d'azote, ou 1,02 °/o.

2) 0gr·402 de substance sèche contiennent 0gr·00404736 d'azote, ou 1,00 °/o ; en moyenne, 1,01 °/o.

$$\frac{CO_2}{N} = 0,45.$$

Saccharose à 20 °/o

1) 0gr·5976 de substance sèche contiennent 0gr·00249984 d'azote, ou 0,41 °/o.

2) 0gr·6566 de substance sèche contiennent 0gr·00285696 d'azote, ou 0,43 °/o ; en moyenne, 0,42 °/o.

$$\frac{CO_2}{N} = 0,5.$$

Expérience N° 7.

Les feuilles étiolées de *Vicia Faba* ont été partagées en deux portions :

a) 5gr·543 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 1 °/o, à la lumière.

b) 5gr 439 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 5 °/o, à la lumière.

Durée du séjour sur les solutions (en jours)	Durée de l'expérience (en heures)	QUANTITÉ D'ACIDE CARBONIQUE						TEMPÉRATURE
		Saccharose à 1 °/.			Saccharose à 5 °/.			
		Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	
3	2 1/2	11,4	82,2	42,7	14,4	120,6	53,1	17

Le poids de la substance sèche était :

a) 1gr·067 ou 19,2 °/o.

b) 1gr·2344 ou 22,6 °/o.

Digitized by Google

Dans la substance a été déterminée la quantité de l'azote non digestible.

Saccharose à 1 °/₀

1) 0gr·321 de substance sèche contiennent 0gr·00124992 d'azote, ou 0,38 °/₀.

2) 0gr·328 de substance sèche contiennent 0gr·0011904 d'azote, ou 0,36 °/₀.

3) 0gr·420 de substance sèche contiennent 0gr·00166656 d'azote, ou 0,39 °/₀ ; en moyenne, 0,38 °/₀.

$$\frac{CO_2}{N} = 1,1.$$

Saccharose à 5 °/₀

1) 0gr 363 de substance sèche contiennent 0gr 0017856 d'azote, ou 0,49 °/₀.

2) 0gr·465 de substance sèche contiennent 0gr·00226176 d'azote, ou 0,48 °/₀.

3) 0gr·408 de substance sèche contiennent 0gr·00190464 d'azote, ou 0,46 °/₀ ; en moyenne, 0,48 °/₀.

$$\frac{CO_2}{N} = 1,1.$$

Expérience N° 8.

Les feuilles étiolées de *Vicia Faba* ont été partagées en deux portions :

a) 6gr·543 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 5 °/₀, à la lumière.

b) 6gr·731 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 10 °/₀, à la lumière.

Durée de séjour sur les solutions (en jours)	Durée de l'expérience (en heures)	QUANTITÉ D'ACIDE CARBONIQUE						TEMPÉRATURE
		Saccharose à 5 °/₀			Saccharose à 10 °/₀			
		Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	
7	3	22,0	112,0	42,3	20,8	103,0	32,4	19

Digitized by Google

Le poids de la substance sèche était :

a) 1gr.733 ou 26,4 °/o.
b) 2gr 137 ou 31,7 °/o.

Expérience N° 9.

Les feuilles étiolées de *Vicia Faba* ont été partagées en deux portions :

a) 7gr 287 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 5 °/o, dans l'obscurité.

b) 7gr.449 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 20 °/o, dans l'obscurité.

Durée du séjour sur les solutions (en jours)	Durée de l'expérience (en heures)	QUANTITÉ D'ACIDE CARBONIQUE						TEMPÉRATURE
		Saccharose à 5 °/o			Saccharose à 20 °/o			
		Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	
9	2 1/2	14,4	79,0	31,5	11.2	60,1	17,2	17-18

Le poids de la substance sèche était :

a) 1gr.8278 ou 21,5 °/o.
b) 2gr.5998 ou 34,8 °/o.

Expérience N° 10.

Les feuilles étiolées de *Vicia Faba* ont été partagées en deux portions :

a) 6gr.259 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 5 °/o, à la lumière.

b) 6gr 373 de feuilles ont été placées sur la solution de saccharose à 20 °/o, à la lumière.

Digitized by Google

Durée du séjour sur les solutions (en jours)	Durée de l'expérience (en heures)	QUANTITÉ D'ACIDE CARBONIQUE						TEMPÉRATURE
		Saccharose à 5 °/₀			Saccharose à 20 °/₀			
		Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	Quantité absolue de CO_2	100 gr. de feuilles fraîches en 1 heure	10 gr. de la substance sèche	
9	2 1/2	15,6	99,6	35,4	11,16	72,8	19,6	17-18

Le poids de la substance sèche était :

a) 1gr.7586 ou 28,1 °/₀.

b) 2gr.3586 ou 37,0 °/₀.

Les expériences détaillées ici montrent que, dans la culture de plantes sur des solutions de saccharose, on obtient l'action la plus favorable sur l'énergie respiratoire avec une concentration moyenne. Avec une augmentation ou une diminution de concentration, on constate un abaissement d'énergie respiratoire. En désignant par 100 la quantité d'acide carbonique dégagée par les feuilles dans une heure sur une solution de saccharose d'une concentration de 5 °/₀, on trouve qu'avec des solutions d'une autre concentration, la quantité d'acide carbonique dégagée pendant le même temps est est indiquée dans le tableau suivant :

Numéros des expériences	Durée du séjour sur les solutions (en jours)	Saccharose à 1 °/₀	Saccharose à 5 °/₀	Saccharose à 10 °/₀	Saccharose à 20 °/₀
7	3	68,1	100,0		
2	5	54,5	100,0	70,0	
3	1		100,0	130,1	
3	8		100,0	82,8	
3	8		100,0	95,1	
4	2		100,0	101,1	
4	6		100,0	108,3	
8	7		100,0	91,0	
5	1		100,0		70,8
5	15		100,0		61,3
8	3		100,0		70,2
8	8		100,0		81,2
9	9		100,0		76,0
10	9		100,0		73,0

Digitized by Google

Donc, parmi les quatre degrés de concentration qu'on avait pris, la solution de saccharose de 5 °/₀ était la plus favorable à la respiration des feuilles étiolées des Fèves. Pour d'autres plantes, on pourra naturellement avoir un autre degré de concentration. Même pour les feuilles étiolées des Fèves dans la quatrième expérience, on a trouvé que la solution avec une concentration de 10 °/₀ était plus favorable. Pour cette expérience, on avait pris de très-petites feuilles.

On obtient une différence encore plus saillante en prenant pour base de comparaison, non pas le poids de feuilles fraîches au commencement de l'expérience, mais la substance sèche à la fin de l'expérience, ce que montre le tableau suivant :

Numéros des expériences	Durée du séjour sur les solutions (en jours)	Saccharose à 1 °/₀	Saccharose à 5 °/₀	Saccharose à 10 °/₀	Saccharose à 20 °/₀
7	3	80,4	100,0		
2	5	71,6	100,0		
3	8		100,0	61,2	
8	7		100,0	80,7	
5	15		100.0	76,5	
6	8		100,0		44,3
9	9		100,0		46,7
10	9		100,0		54,6
					55,5

La diminution dans l'énergie respiratoire, lorsqu'on opère avec de fortes solutions, ne dépend aucunement de la quantité de sucre assimilé, puisque cette quantité augmente avec le degré de concentration de la solution ; cela se voit dans le tableau suivant qui donne en °/₀ la quantité de *matière sèche* pour des solutions de saccharose de différents degrés de concentration.

Numéros des expériences	Durée du séjour sur les solutions (en jours)	Feuilles cueillies et séchées	Saccharose à 1 °/₀	Saccharose à 5 °/₀	Saccharose à 10 °/₀	Saccharose à 20 °/₀
2	5	18,8	18.9	24,5	27,8	
7	3		19,2	22,6		
3	8			26.0	30,1	
8	7			26,4	31,7	
5	15	20,4		27,5		37,9
6	8			28,8		36,6
9	9			25,1		34,8
10	9			28,1		37,0

Digitized by Google

Dans mes recherches antérieures j'ai démontré que l'énergie de la respiration dépend de la quantité des matières protéiques non digestibles.

Le tableau suivant donne la quantité d'azote non digestible en °/₀ de la substance sèche.

Numéros des expériences	Durée du séjour sur les solutions (en jours)	Feuilles coupées et séchées	Saccharose à 1 °/.	Saccharose à 5 °/.	Saccharose à 10 °/.	Saccharose à 20 °/.	Saccharose à 30-20°/.
2	5	0,37	0,46	0,84	0,56		
5	15	0,33		0,59	0,38		
7	3		0,38	0,48			
3	8			0,25	0,43		
6	8			1,01		0,42	
1	8				1,72	1,16	0,25

En prenant comme 100 la quantité d'azote non digestible sur la solution de saccharose d'une concentration de 5 °/₀, on obtiendra, dans le cas de solutions d'un autre degré de concentration, les chiffres suivants pour la quantité d'azote non digestible :

Numéros des expériences	Durée du séjour sur les solutions (en jours)	Feuilles coupées et séchées	Saccharose à 1 °/.	Saccharose à 5 °/.	Saccharose à 10 °/.	Saccharose à 20 °/.
2	5	44,0	54,7	100,0	66,0	
5	15	55,9		»	64,0	
7	3		78,9	»		
3	8			»	172,0	
6	8			»		41,5

Donc, les solutions d'une concentration moyenne sont celles qui favorisent le plus la formation des matières protéiques non digestibles. Que l'on diminue ou que l'on augmente le degré de concentration de la solution de saccharose, on retarde cette formation. Pour les feuilles étiolées, la concentration à 5 °/₀ a été, de toutes les solutions prises, celle qui a donné les meilleurs résultats. Seulement dans le cas de petites feuilles (Expérience n° 3), une solution de

Digitized by Google

10 °/o agissait le mieux. Le degré de concentration convenable varie d'après les plantes et naturellement dépend de la concentration et des propriétés du suc cellulaire.

Le rappport de la quantité d'acide carbonique dégagé à celle de l'azote des matières protéiques non digestibles, pour des solutions de différents degrés de concentration, est comme suit :

Numéros des expériences	Durée du séjour sur les solutions (en jours)	Saccharose à 1 °/o	Saccharose à 5 °/o	Saccharose à 10 °/o	Saccharose à 20 °/o
7	3	1,1	1,1		
2	5	1,16	0,92	0,83	
5	15		0,7	0,5	
3	8		2,2	1,0	
6	8		0,45		0,5
1	8			0,26	0,25

Donc (à l'exception de l'expérience n° 3), on voit que la quantité de gaz carbonique dégagée dépend de la quantité des matières protéiques non digestibles. Par exemple, dans l'expérience n° 7, en opérant avec une solution de saccharose d'une concentration de 1 °/o, 10gr. de matière sèche dégagent 42mg 7 de gaz carbonique ; avec une solution de 5 °/o de concentration, il s'en dégage 53mg., c'est-à-dire beaucoup plus ; en prenant comme base de comparaison la quantité des matières protéiques non digestibles, on obtient dans les deux cas le rapport 1,1. L'inspection des chiffres dans une direction verticale nous montre de grandes variations pour les différentes expériences. Puisque les feuilles étaient d'âge différents, on peut faire deux hypothèses : ou le suc gastrique agit différemment sur les nucléo-protéides, selon l'âge, ou bien l'énergie respiratoire du protoplasme varie avec l'âge.

II. Influence des variations subites de la concentration de saccharose

Expérience N° 11.

12gr.682 de feuilles étiolées de *Vicia Faba* ont dégagé les quantités suivantes d'acide carbonique :

Digitized by Google

Concentration de saccharose	Durée du séjour sur la concentration donnée	Durée de l'expérience (en heures)	Acide carbonique dégagé	100 grammes de feuilles fraîches dégagent en 1 heure	Augmentation ou diminution en %	Température
1 0/0	9 jours	1	13,2	99,3		18
30 0/0	1 heure	1	13,8	93,3	— 3 0/0	18
30 0/0	24 heures	1	11,4	83,3	— 10 0/0	18
1 0/0	1 heure	1	14,8	105,2	+ 25, 3 0/0	18

Expérience N° 12.

4gr·554 de feuilles étiolées de *Vicia Faba* ont dégagé les quantités suivantes d'acide carbonique.

Concentration de saccharose	Durée du séjour sur la concentration donnée	Durée de l'expérience (en heures)	Acide carbonique dégagé	100 grammes de feuilles fraîches dégagent en 1 heure	Augmentation ou diminution en %	Température
5 0/0	3 jours	2 1/2	13,6	97,9		17
5 0/0	2 jours	2	12,4	111,6		19
20 0/0	2 heures	2	11,0	99,0	— 11,2 0/0	19
20 0/0	2 jours	2	8,8	79,2		18
20 0/0	4 jours	2	10,8	97,2		21
5 0/0	1 heure	2	16,4	151 2	+ 55,5 0/0	21
5 0/0	4 jours	2	12,0	108,0		21
l'eau	1/2 heure	1	8,4	151,2	+ 40,0 0/0	21
l'eau	1/2 jour	2	15,6	140,4		21

Expérience N° 13.

5gr·429 de feuilles étiolées de *Vicia Faba* ont été cultivées sur la solution de saccharose à 20 °/o pendant 4 jours, sur saccharose à 25 °/o pendant 6 jours, sur saccharose à 30 °/o pendant 2 jours, sur saccharose à 35 °/o pendant 4 jours à l'obscurité, et enfin sur la même concentration pendant 8 jours à la lumière diffuse. *Toutes*

Digitized by Google

les feuilles étaient jaunes (1). Ces feuilles jaunes ont dégagé les quantités suivantes d'acide carbonique :

Concentration de saccharose	Durée du séjour sur la concentration donnée	Durée de l'expérience (en heure)	Acide carbonique dégagé	100 grammes de feuilles dégagent en 1 heure	Augmentation ou diminution en %	Température
35 0/0	12 jours	2	5,2	47,8		19
20 0/0	1 heure	2	8,2	73,6	+ 53,9 0/0	19
20 0/0	1 jour	2	10,4	99,6	+ 35,3 0/0	19
35 0/0	1 jour	2	7,6	70,0	— 29,1 0/0	19
50 0/0	3 jours	2	5,6	51,5	— 26,4 0/0	20

Expérience N° 14

4gr·096 de feuilles étiolées ont dégagé les quantités suivantes d'acide carbonique :

Concentration de saccharose	Durée du séjour de la concentration donnée	Durée de l'expérience (en heures)	Acide carbonique dégagé	100 grammes de feuilles dégagent en 1 heure	Augmentation ou diminution en %	Température
15 0/0	3 jours	2	10,2	122,7		19
25 0/0	3 —	2	6,6	79,4	— 35,2 0/0	20
50 0/0	1 —	2	5,8	69,7	— 12,2 0/0	19
L'eau	1 —	2	12,8	154,0	+ 120,9 0/0	20

Expérience N° 15

Les feuilles étiolées de *Vicia Faba* ont été divisées en trois portions. Chaque portion a dégagé les quantités suivantes d'acide carbonique :

(1) W. Palladine : *Einfluss d. Concentration der Lösungen auf die Chlorophilbildung in etiolirten Blättern.* (Berichte d. deutschen botan. Gesellschaft.), 1902.

Digitized by Google

	Première portion	Deuxième portion	Troisième portion
Quantité de feuilles fraîches	7,530	7,200	7,878
Concentration de saccharose	15 0/0	15 0/0	15 0/0
Durée du séjour	6 jours	6 jours	6 jours
Durée de l'expérience	2 heures	2 heures	2 heures
Quantité absolue de l'acide carbonique dégagé	11,0	11,0	12,6
Quantité dégagée par 100 gr. de feuilles en 1 h.	77,0	70,8	79,9
Concentration de saccharose	15 0/0	5 0/0	25 0/0
Durée du séjour	1 jour	1 jour	1 jour
Durée de l'expérience	2 heures	2 heures	2 heures
Quantité absolue de l'acide carbonique dégagé	13,2	20,6	11,2
Quantité dégagée par 100 gr. de feuilles en 1 h.	87,6	143,0	71,0
Concentration de saccharose	15 0/0	5 0/0	25 0/0
Durée du séjour	2 jours	2 jours	2 jours
Durée de l'expérience	2 heures	2 heures	2 heures
Quantité absolue de l'acide carbonique dégagé	12,0	14,8	10,8
Quantité dégagée par 100 gr. de feuilles en 1 h.	79,5	102,7	68,5
Quantité de la substance sèche	33,0 0/0	29,2 0/0	36,1 0/0
CO_2 par 10 gr. de la substance sèche	24,1	35,2	18,9

Les expériences décrites dans cette partie montrent jusqu'à quel point des variations subites dans le degré de concentration des solutions de saccharose agissent fortement sur l'énergie respiratoire des feuilles étiolées. *En transportant ces feuilles dans une solution de concentration plus faible, on augmente rapidement leur énergie respiratoire. En les transportant dans une solution d'une concentration plus forte, on diminue leur énergie respiratoire.*

La courbe ci-jointe (Fig. 60) donne une représentation visible des variations de l'énergie respiratoire quand on change le degré de concentration du saccharose.

Les feuilles étiolées de Fèves sont particulièrement adaptées aux expériences sur l'influence de concentration des solutions, puisqu'elles sont à même de supporter non-seulement une très forte concentration, mais aussi des variations subites de concentration. Ainsi, par exemple, on peut les retirer d'une solution de saccharose à 50 °/₀ et les transporter immédiatement dans de l'eau

Digitized by Google

pure. Il est vrai que dans l'eau, beaucoup des feuilles commencent à dépérir le second jour, mais une partie d'entre elles continuent à

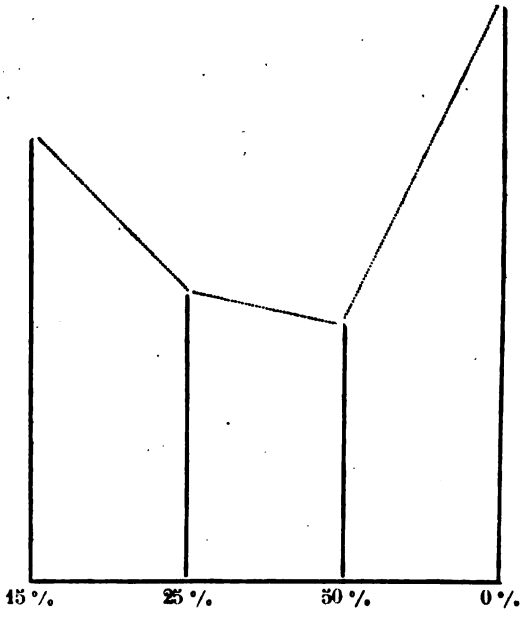


Fig. 60. — Variations de l'énergie avec le degré de concentration du saccharose.

vivre encore pendant très longtemps. Si l'on change souvent les solutions, les feuilles étiolées séparées de la plante restent parfaitement saines pendant deux mois.

Saint-Pétersbourg. — Laboratoire de physiologie végétale de l'Université.

Digitized by Google

DIGITALES MONSTRUEUSES

par M. H. FOCKEU

La *Digitalis purpurea* L. présente fréquemment, à l'extrémité de ses grappes florales, une fleur ou un groupe de fleurs monstrueuses qui donnent à l'ensemble de l'inflorescence un aspect bizarre.

Dans un même jardin de Lille, j'ai recueilli, en très grande abondance sur cette plante trois types de monstruosités que reproduisent les photographies ci-jointes.

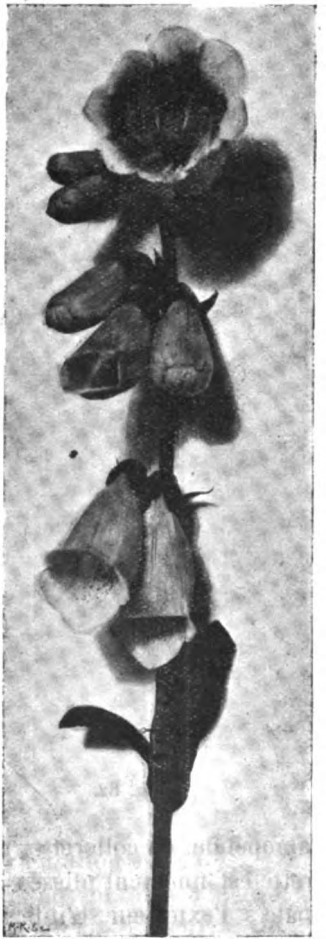


Fig. 61.

I

La fleur terminale de la grappe a, dans le premier type, l'aspect d'une campanule. Elle présente un double périanthe régulier, constitué d'abord par 10 folioles vertes correspondant à un calice. — Cette première enveloppe protège une pièce corolliforme, campanulée, à 10 lobes, dont 6 beaucoup plus développés que les 4 autres. L'extérieur de la corolle est coloré en rose tendre, l'intérieur est d'un rouge vif avec taches ocellées. Elle est échancrée sur un côté, suivant la ligne médiane de symétrie des 6 grands lobes (fig. 61).

L'androcée est représenté par 8 étamines, 4 grandes et 4 petites.

La partie centrale est occupée

Digitized by Google

par un ovaire normal, à 2 loges, avec un style et deux stigmates.

Il semble que cette monstruosité résulte de la croissance simultanée, sur un même réceptacle, de deux fleurs qui ont contracté entre elles des adhérences.

Fig. 62.

Les pièces externes du calice ont échappé à la déformation et se retrouvent au nombre de 10.

Les composants des deux corolles sont également au complet.

Les corolles, étalées, sont soudées suivant un de leurs bords.

Les androcées ont conservé leurs 2 × 4 étamines avec leur didynamie respective.

Enfin, une seule des deux fleurs a pu développer son gynécée.

II

L'inflorescence du second type, plus compacte, plus fournie que la première, se termine par une sorte de fleur largement étalée (fig. 62).

A la périphérie, 15 folioles vertes, d'inégale valeur, sur un seul verticille. Puis une pièce corolliforme gamopétale, en collerette, portant 12 lobes sur ses bords. Cette collerette est finement plissée à sa base. Elle est colorée en rose très pâle à l'extérieur. L'intérieur est d'un rouge plus foncé avec taches ocellées à la base.

Digitized by Google

Quand on la détache, on enlève en même temps 3 lamelles pétaloïdes, d'un rose pâle vers l'intérieur, d'un rouge vif avec taches ocellées vers l'extérieur et 12 étamines adhérentes à la collerette par la base de leurs filets. Toutes ces étamines sont fertiles, 6 d'entre elles plus longues que les autres.

Au centre, un gynécée volumineux, pyriforme, présentant à sa surface 6 saillies et 6 dépressions correspondant à 6 loges ovariennes, dont deux plus développées renferment des ovules, les autres étant absolument stériles. Les styles restent soudés par leurs bords et chacun d'eux se terminent par 2 stigmates. Le groupement floral qui constitue cette monstruosité paraît résulter de la croissance simultanée de trois fleurs sur le même réceptacle.

Fig. 63.

Les calices ont conservé leur indépendance. Les corolles sont dissociées en 2 parties : une partie externe composée de 4 lobes, une partie interne représentée par le 5e lobe.

La gamopétalie s'est produite entre les trois fleurs suivant les lobes externes déjà soudés dans chacune d'elle ; il en est résulté une collerette à $3 \times 4 = 12$ lobes. Le pétale le plus interne de chacune des 3 fleurs est resté indépendant, d'où 3 lamelles pétaloïdes avec leur orientation spéciale.

On retrouve dans l'androcée les composants des 3 fleurs, avec leur didynamie respective. Le gynécée est aussi composé de 3×2 loges : il résulte de la soudure des gynécées des trois fleurs dont une seule est fertile.

Digitized by Google

III

Le troisième type est une grappe terminée par une sorte de grande fleur ayant l'aspect d'une rose trémière (fig. 64).

Ici encore le périanthe est double, formé par 20 folioles vertes en plusieurs verticilles irréguliers dont les plus internes passent aux pétales.

La partie la plus interne du périanthe est représentée par une pièce corolliforme, gamopétale, rosée, très légèrement ocellée et présentant 18 lobes très irréguliers.

Le périanthe porte sur ses flancs, un peu rejetée en dehors, une corolle complète, très allongée, sans verticille mâle ni femelle.

L'androcée comporte 14 étamines d'inégale valeur, toutes adhérentes au périanthe par la base de leurs filets.

Le double périanthe, avec son androcée adhérent, se détache très facilement du réceptacle et on trouve alors, à la surface de ce dernier, une seconde enveloppe résultant de la soudure et de l'accroissement simultané de sépales, pétales et étamines en nombre considérable.

Les pièces vertes sont épaisses et coriaces à leur base. Les pièces pétaloïdes sont tordues sur elles-mêmes. Les étamines, à filets courts d'inégales longueurs, ont leurs anthères atrophiées.

Cette seconde enveloppe se caractérise par l'irrégularité de ses parties composantes et la soudure beaucoup plus complète de ses verticilles.

Au centre enfin, une sorte de bourgeon verdâtre, constitué par des fleurs tout-à-fait déformées, dans lesquelles on ne peut plus spécialiser les verticilles.

Cette monstruosité est beaucoup plus complexe que les deux précédentes. Il est bien difficile d'apprécier le nombre des fleurs qui ont contribué à la former. Elle paraît correspondre à un tassement de la grappe et à un développement exagéré du bourgeon floral. En tous cas, deux groupes de fleurs interviennent dans sa constitution. Un premier groupe de fleurs qui se sont développées en même temps sur le réceptacle commun, ont réuni les pièces de

Digitized by Google

leurs calices et dont les pétales se sont soudés par leurs bords en gamopétalie. Le nombre des sépales, pétales et étamines ne concorde pas avec la formule florale ordinaire et nous ne sommes pas renseigné sur le nombre des composants.

Les fleurs de ce premier groupe sont unisexuées ; il n'existe aucune trace de gynécée.

Le second groupement interne paraît formé d'un nombre plus considérable de fleurs qui n'ont pu prendre un aussi grand développement et dont toutes les pièces sont atrophiées.

***

En résumé, les trois monstruosités que nous avons reproduites correspondent à 3 types communs. La première résulte de la soudure de 2 fleurs, la seconde provient de la soudure de 3 fleurs, et la troisième représente la réunion de *n* fleurs.

On peut remarquer que les verticilles externes échappent plus facilement à la déformation ou à l'atrophie et que, d'une façon générale, c'est le gynécée qui est le plus sacrifié.

Digitized by Google

MODIFICATIONS PRODUITES PAR LE GEL

DANS LA STRUCTURE DES CELLULES VÉGÉTALES

par MM. L. MATRUCHOT et M. MOLLIARD (Fin).

(Planches 12, 13 et 14)

THÉORIE DE LA MORT PAR GEL

On a successivement émis diverses théories pour expliquer la mort des cellules végétales par l'action du froid.

Pour les Botanistes de la première moitié du 19e siècle, la mort, ainsi que nous l'avons déjà dit, serait due à la déchirure des membranes par suite de la formation de glace à l'intérieur des cellules. Mais Caspary, Sachs, Nägeli, Prillieux, Goeppert ont montré que la production des cristaux de glace se fait d'ordinaire *entre* les cellules, et que, sauf les cas exceptionnels de cristaux volumineux soulevant et déchirant les tissus pour saillir au dehors, les membranes du tissu congelé ne sont ni fissurées ni même blessées.

Divers observateurs ont pensé que la mort serait due à l'action de la basse température en soi, qu'il se produisît ou non des cristaux de glace dans l'épaisseur ou à la surface des tissus. A l'appui de cette manière de voir vient se placer le cas présenté par certains végétaux — en particulier d'assez nombreuses plantes tropicales — qui meurent par l'action d'un froid relativement peu intense, à une température supérieure à 0°. Il en est de même pour certaines plantes indigènes, qu'un froid de quelques degrés au-dessous de 0° suffit à tuer, sans qu'il se produise aucun glaçon à l'intérieur des tissus.

On est autorisé à penser, avec Müller-Thurgau et Molisch, que la mort dans ces conditions, sans gel des tissus, est due, non à une action directe et rapide du froid, mais à une action indirecte et lente, se traduisant par un trouble dans l'assimilation et aboutissant à la mort lorsque les basses températures durent relativement

Digitized by Google

longtemps. C'est une mort lente par le froid, ce n'est pas une mort rapide par gel.

Dans la mort par gel, ce n'est pas la basse température en soi, mais la formation de glaçons qui amène la mort de la cellule. Par quel mécanisme ? C'est là un point qui a donné lieu encore à diverses hypothèses.

Sachs et divers autres Botanistes pensent que la mort est la conséquence non du gel ni du maintien d'une basse température, mais du *dégel*. Dès lors la façon dont s'opère le dégel prend une grande importance pour la vie des cellules.

C'est une croyance très répandue en effet que si certains tissus, d'ailleurs modérément gelés, viennent à dégeler *lentement*, les cellules peuvent recouvrer leur état initial sans avoir autrement à souffrir du gel. Par un dégel rapide, au contraire, les tissus seraient tués sûrement. Müller-Thurgau, Molisch combattent cette manière de voir, qui avait été adoptée par Sachs. Molisch dit avoir constaté dans ses expériences que certaines plantes, telles que les *Nitophyllum*, les *Ageratum*, meurent par le gel et non par le dégel. Il admet, d'après les expériences de Müller-Thurgau et les siennes, que, *dans la règle*, le dégel n'intervient pas dans la mort de la cellule. Goeppert est plus affirmatif encore : il nie entièrement l'influence du dégel sur les plantes.

La plus récente théorie de la mort par le froid, théorie qui est à nos yeux la plus vraisemblable et en tous cas la plus féconde, est celle qui est née des expériences de Müller-Thurgau et a été développée par Molisch. Müller-Thurgau a observé que la teneur en eau des plantes gelées baisse dans des proportions considérables et que cette teneur est d'ailleurs fonction de la température de gel. Le tissu d'une pomme gelée à —4°5 perd 64 °/₀ d'eau, et cette eau se transforme en glace ; à —8° elle perd 72 °/₀ ; à —15°2, 79 °/₀. Pour un tubercule de pomme de terre la proportion est de 77 °/₀ à —5°. En conséquence, la mort par gel serait due à l'appauvrissement en eau du protoplasma.

Nos recherches confirment directement cette manière de voir, en lui apportant comme point d'appui des faits d'ordre cytologique.

Nous allons essayer d'en tirer quelques conséquences.

Mais avant d'aborder ce sujet, voyons quelles hypothèses on

Digitized by Google

peut faire relativement à *l'état* sous lequel l'eau entre dans la constitution du protoplasma.

Nous avons été conduits, pour interpréter les résultats de nos expériences, à imaginer que l'eau se trouve, dans la cellule végétale, sous trois états qui diffèrent par la facilité plus ou moins grande avec laquelle l'eau entre en jeu dans la réaction de la cellule contre le gel :

1° L'eau du suc cellulaire, qui se trouve pour ainsi dire isolée de la matière vivante, et qui ne communique avec elle que par osmose à travers le tonoplaste ;

2° L'eau interposée entre les mailles du cytoplasma, libre dans les interstices; cette eau est en contact intime avec la masse fondamentale du cytoplasma, mais on conçoit qu'elle soit douée d'une assez grande mobilité et qu'elle entre en jeu facilement au moment du gel;

3° Enfin, l'eau qui prend part à la composition chimique du protoplasma, qui entre dans la *constitution* même de la matière vivante. Cette eau, fixée sur les molécules du protoplasma, ne peut en être soustraite que par la désagrégation de ces molécules, c'est-à-dire par la décomposition du protoplasma : c'est en dernier lieu seulement que cette eau de constitution entrerait en jeu dans la réaction contre le gel.

En résumé, nous avons été amenés à distinguer une eau en quelque sorte extérieure au protoplasma, c'est l'*eau du suc cellulaire* ; une eau jouant un rôle purement physique dans la structure du protoplasma, c'est de l'*eau d'interposition* ; enfin une eau entrant chimiquement dans la composition du protoplasma, c'est de l'*eau de constitution*.

La manière de voir à laquelle nous avons été conduits n'est pas en opposition avec les théories présentées par divers auteurs relativement à la constitution physique de la matière vivante. Elle est, nous semble-t-il, en parfait accord avec la théorie micellaire émise par Naegeli en 1877 sur la structure de la membrane cellulaire et de la matière organisée en général. Voici en effet ce qu'on lit, à la suite de l'exposé de cette théorie fait par Dastre, au cours de l'excellente étude qu'il vient de consacrer à l'osmose (1).

(1) Dastre : *Osmose, Tonométrie, Cryoscopie* (*in* Physique biologique, Paris 1901).

Digitized by Google

« Il résulte de ces explications que l'eau peut se trouver dans la membrane osmotique organisée, comme dans toute matière organisée en général, à trois états qui diffèrent par le *degré de mobilité* ou de liberté de ses molécules. Une partie de l'*eau de constitution* est fixée sur les groupes atomiques : elle y est immobilisée par les forces chimiques, et il faudrait décomposer la matière pour la libérer. Une seconde portion est attachée à l'agrégat micellaire, et forme autour de lui une sorte d'atmosphère enfermant naturellement, avec les molécules de ce groupement, leur masse aqueuse propre. Cette atmosphère micellaire est composé de couches concentriques, dont la plus voisine de la surface du micelle y adhère le plus fortement par l'action des forces de cohésion, tandis que les couches plus éloignées sont de plus en plus lâchement retenues et de plus en plus mobiles ; c'est l'*eau d'adhésion*. Enfin, entre ces micelles entourées de leur atmosphère aqueuse, dans leurs interstices, l'*eau de capillarité*, celle-ci libre et mobile. »

En y joignant l'eau du suc cellulaire, dont il n'est pas question ici, parce que son existence n'est pas générale, même chez les cellules végétales, on voit que c'est en somme sous quatre états différents que l'eau peut être supposée entrer dans la constitution de la cellule végétale. Dans la suite de cet exposé, nous désignerons sous le nom d'*eau de constitution* l'ensemble de l'eau de constitution et de l'eau d'adhésion dont il vient d'être parlé : il n'y a pas, nous semble-t-il, à les distinguer l'une de l'autre au point de vue ou nous nous plaçons. Sous le nom d'*eau de capillarité*, nous désignerons, comme il vient d'être dit, l'eau interposée entre les mailles protoplasmiques et qui en imbibe la matière. Enfin, nous aurons à faire intervenir l'*eau du suc cellulaire*.

Ceci dit, voyons comment nous pouvons interpréter les faits que nous avons précédemment décrits.

Si, par suite de conditions extérieures quelconques, l'eau de la cellule est appelée au dehors, c'est d'abord l'eau des hydroleucites qui est expulsée (1), puis une fois les vacuoles à sec, c'est au protoplasma même que l'eau est soustraite, d'abord son eau de capillarité, puis son eau de constitution. A ces trois stades de sortie de

(1) Ou du moins, l'eau de capillarité qui s'échappe directement du protoplasma se trouve remplacée au fur et à mesure par de l'eau prise au suc cellulaire ; l'effet *apparents* et la diminution de volume du suc cellulaire.

Digitized by Google

l'eau correspondent trois états du protoplasma : 1° protoplasma *fluide*, lorsque sa teneur en eau n'a pas baissé, qu'il y ait ou non du suc cellulaire dans la cellule ; c'est le cas de la plupart des cellules végétales à l'état de vie active ; 2° protoplasma *rigide*, lorsque l'eau de capillarité a été soustraite : c'est le cas de certaines cellules vg étales à l'état de vie ralentie (graines, spores) ; 3° protoplasma *désorganisé* et *tué* par la sortie de son eau de constitution ; c'est le cas des celllules tuées par dessiccation.

Ces trois degrés dans la privation d'eau peuvent être déterminés chez les cellules végétales par la simple dessiccation naturelle (fanaison poussée à des degrés divers). Nos recherches nous ont conduits à admettre qu'il en est de même dans le phénomène du gel. Elles nous ont montré que, dans ce cas, non seulement l'eau des hydroleucites est appelée au dehors, mais aussi, consécutivement, l'eau qui entre dans la masse du protoplasma. Dans notre manière de voir, c'est l'eau de capillarité qui serait d'abord ainsi expulsée. Par un gel plus intense, l'eau de constitution elle-même serait extraite du protoplasma et celui-ci serait tué. L'appauvrissement en eau serait ainsi fonction du degré du froid et non de sa durée. Le gel d'une cellule correspondrait donc à une perte d'eau plus ou moins considérable ; et si la teneur en eau du protoplasma se trouvait, de ce fait, abaissée à un degré incompatible avec sa vie, la cellule serait tuée.

De nombreux faits d'observation ou d'expérience concordent avec cette manière de voir, et de plus cette théorie permet d'expliquer divers cas restés jusqu'alors assez obscurs.

a. — Rigidité du protoplasma par le froid. — On sait que l'abaissement de la température détermine un ralentissement dans les phénomènes vitaux et en particulier dans les mouvements protoplasmiques. Les expériences de Kühne, de Molisch et autres, sur les poils staminaux de *Tradescantia*, sur les feuilles d'*Elodea*, sur les Amibes, etc., ont fait voir que les courants protoplasmiques, très atténués au voisinage de 0°, finissent par cesser entièrement à une température qui est parfois notablement inférieure à 0°. Le protoplasma prend alors une rigidité de plus en plus grande. Le même phénomène s'observe chez les animaux : « Le protoplasma, dit Verworn (1), pour un certain degré d'abaissement de la tempé-

(1) Verworn : *Physiologie générale*. Trad. Hédon, 1900, p. 438.

Digitized by Google

rature, devient *raide de froid*. Toutefois il suffit d'un échauffement au-dessus de ce point, pour dissiper cette rigidité par le froid et faire reparaître les phénomènes vitaux ».

Il nous paraît que cette rigidité s'explique, comme la rigidité du protoplasma dans les graines, par un appauvrissement en eau portant non seulement sur le suc cellulaire, mais sur l'eau de capillarité du protoplasma.

b. — Retour à la vie. — On sait que certains tissus, pourvu qu'ils ne soit pas trop fortement gelés, ne meurent point par le gel et reprennent vie après le dégel.

Les expériences de Pictet, effectuées sur des animaux, sont très frappantes. Des poissons, pris dans un bloc de glace à —15°, restent en vie après réchauffement graduel, bien que les témoins puissent être réduits en poudre comme la glace elle-même (1). Mais si le refroidissement est poussé jusqu'à —20°, la mort s'en suit.

Chez les végétaux, il a été fait de nombreuses observations de même ordre. « C'est, dit encore Verworn (*loc. cit.* p. 321), une observation qui a été faite bien des fois, que des animaux poikilothermes et des plantes peuvent être gelés sans perdre par là leur aptitude à revenir à la vie ». Une température plus basse détermine au contraire sûrement la mort : « si par contre, ajoute Verworn, la température descend encore plus bas, nous arrivons à un degré où la vie est anéantie et ne peut être rappelée par le réchauffement ».

Ces faits trouvent une explication facile dans la manière de voir que nous présentons plus haut. Les expériences de Müller-Thurgau, que nous avons déjà rapportées précédemment, ont montré que la teneur en eau d'un tissu gelé varie considérablement selon la température qui a déterminé le gel. A —4°5, une pomme gelée perd 64 °/₀ de son eau, à —15°, 79 °/₀ : on est amené tout naturellement à concevoir que cette perte d'eau épuise d'abord le suc cellulaire, puis retentit sur la matière vivante elle-même, et nos expériences montrent qu'il en est bien réellement ainsi.

Pour un gel de faible intensité, il y a perte d'eau relativement faible : on conçoit qu'une partie seulement de l'eau de capillarité soit soustraite au protoplasma. Mais, que le gel se fasse à une température plus basse, il y aura perte d'eau plus abondante,

(1) Pictet : Rapporté par Verworn (*loc. cit.*).

Digitized by Google

épuisement de toute l'eau de capillarité, désagrégation du protoplasma par appel de son eau de constitution et conséquemment mort de la cellule.

Une plante ou un tissu faiblement gelé ne perd que son suc cellulaire et une partie de son eau de capillarité : il peut revenir à la vie si, par un réchauffement gradué et un dégel ménagé, de l'eau rentrant dans la cellule vient s'adjoindre comme nouvelle eau de capillarité à du protoplasma non profondément disloqué.

Les expériences de Molisch sur les matières organiques non vivantes sont conformes à cette manière de voir. En opérant sur des mélanges d'eau et de substances colloïdes, il a reconnu qu'au dégel, dans certains cas, l'eau et la substance colloïde sont susceptibles de se mélanger à nouveau, et alors la substance reprend son aspect initial. Il en est ainsi pour la gomme adragante, la gomme arabique, la gelée de *Glæocapsa*, l'albumine d'œuf fraîche. De même, la gélatine quoique coagulée en réseau se redissout complètement au bout de plusieurs jours.

On conçoit que des phénomènes analogues se produisent dans du protoplasma faiblement gelé. Ainsi s'expliqueraient les faits de retour à la vie après gel que tout le monde s'accorde à considérer comme établis.

Peut-être aussi pourrait-on trouver là l'explication de l'influence qu'aurait, d'après Sachs et divers autres observateurs, un dégel ménagé sur le retour à la vie. On comprend en effet que la réintégration de l'eau de capillarité dans le protoplasma ne puisse s'effectuer avec succès que si le phénomène se fait lentement, de façon que la trame cytoplasmique se gonfle peu à peu en gardant sa texture, comme une gelée qui se gonfle sous l'action de l'eau.

Enfin notre manière de voir trouve, semble-t-il, une justification dans le parallèle qu'on peut établir entre les phénomènes de gel et les phénomènes de dessiccation. La dessiccation ménagée d'une plante ou d'un animal n'empêche pas le retour à la vie. Une dessiccation plus profonde amène la mort. C'est, comme on le sait, chez les êtres reviviscents (animaux ou végétaux) que ce phénomène est surtout frappant. Il trouverait son explication dans une théorie en tous points parallèle à celle que nous venons d'exposer pour le gel.

Digitized by Google

c. — Résistance inégale des végétaux au gel. — La résistance au gel des divers végétaux varie selon l'espèce considérée, selon l'organe envisagé, enfin selon le degré d'aquosité des tissus soumis à la congélation. On peut, dans une certaine mesure, se rendre compte de ces différences en faisant appel aux notions que nous avons exposées plus haut.

Le premier effet du gel sur un tissu est, comme nous l'avons dit, la prise en glace de la mince couche d'eau qui recouvre extérieurement la membrane. On sait d'ailleurs que par suite des attractions capillaires il faut une température un peu inférieure à 0° pour amener la congélation de cette eau, même en la supposant pure de substances dissoutes. Mais on doit admettre qu'elle est, comme l'eau de capillarité du protoplasma (dont elle n'est pour ainsi dire que la partie périphérique), une solution de diverses substances. Pour cette raison le point de congélation est encore abaissé, et, de fait, il faut, pour déterminer la congélation de certaines cellules ou de certains tissus végétaux, une température très notablement inférieure à 0°.

C'est en particulier le cas pour les cellules et tissus pauvres en eau. Il est établi (1) que les graines sèches résistent beaucoup mieux au froid que les mêmes graines préalablement imbibées d'eau et commençant à germer. La chose se conçoit parfaitement si l'on admet — comme nous l'avons fait plus haut — que la mince couche d'eau qui recouvre extérieurement la membrane a la même composition que l'eau de capillarité du protoplasma. Dans une cellule desséchée, comme le sont celles des graines, privée entièrement de son suc cellulaire et partiellement de son eau de capillarité (puisque le protoplasma est assez déshydraté pour cesser d'être fluide), l'eau de capillarité qui subsiste est forcément plus riche en subtances dissoutes que dans le cas des graines imbibées et gonflées par l'eau. L'eau qui imprègne extérieurement la membrane est par suite dans le même cas, et sa concentration considérable nous explique la difficulté de sa congélation, et par suite la grande résistance qu'offrent à la gelée les graines bien sèches.

La même résistance au gel, mais plus marquée encore, s'observe chez les spores de Cryptogames (spores de Fougères, de Mousses, de

(1) Ph. Van Tieghem et G. Bonnier : *Recherches sur la vie ralentie et sur la vie latente* (Bull. Soc. Bot. 1880, p. 83).

Digitized by Google

Champignons), chez les Bactéries, les Levures (1), le thalle de certains Lichens, etc., d'une façon générale chez les êtres qui résistent le mieux à la dessiccation. Certains microorganismes, d'après R. Pictet (2) résistent à un froid de —200°; des spores de Champignons sont dans ce cas. Ces faits singuliers s'expliquent par la faible teneur en eau des organismes mis en expérience. De même qu'un sirop très concentré ne laisse se congeler aucune partie de son eau, même s'il est porté à une basse température, de même l'eau en très faible quantité que renferme une spore de Champignon peut être suffisamment chargée de principes dissous pour résister à la congélation, même à de très basses températures.

Inversement, et le fait s'explique par les mêmes considérations, un tissu très aqueux gèle avec une grande facilité, si d'autres facteurs n'interviennent pas pour le protéger.

d — Plantes sans méats. — Enfin les mêmes idées théoriques fournissent une explication satisfaisante pour le cas des plantes sans méats (Gymnospermes, Mousses), qui sont connues pour être particulièrement résistantes à la gelée. Puisque nous admettons que le point de départ du gel d'un tissu est la congélation partielle de l'eau qui imprègne extérieurement les membranes, dans les végétaux où les tissus sont compacts et où les cellules sont exactement contiguës, sans lacunes ou méats interposés, la seule surface exposée au gel est la surface externe de la plante, celle que recouvre l'épiderme.

Or, les cellules épidermiques de ces végétaux sont particulièrement bien protégées contre le gel. D'une part, en effet, leur membrane externe est *épaisse* et *cutinisée*, double condition pour que l'osmose de l'eau (corrélative du gel) se fasse avec difficulté. D'autre part, ces cellules peuvent contenir de la chlorophylle (Mousses) ; étant le siège d'une élaboration de matériaux nutritifs, elles ont un contenu cellulaire plus riche en substances dissoutes que ne l'est le contenu des cellules épidermiques non chlorophyl-

(1) D'après Zopf (*Die Pilze*, Breslau, 1890, p 119) le *Saccharomyces Hansenii* peut supporter un froid de —83° pendant plusieurs heures sans perdre son activité vitale. Les spores brunes d'*Hormodendron cladosporioides* sont dans le même cas.

(2) Raoul Pictet : *Das Leben und die niederen Temperaturen* (*in* Revue scientif. LII, 1893), cité par Verworn.

Digitized by Google

liennes. Par suite, le point de congélation de l'eau qui imprègne leur membrane se trouve considérablement abaissé, et la résistance au gel fortement augmentée.

De toutes les considérations qui précèdent, on peut déduire que la théorie de la mort par le gel, d'après laquelle la mort serait due à un abaissement trop considérable de la teneur en eau de la matière vivante, est une théorie satisfaisante. Etablie tout d'abord sur des expériences de Müller-Thurgau et de Molisch, elle s'appuiera désormais sur des faits cytologiques que nous avons été les premiers à signaler. D'ailleurs, — ce qui est la marque de toute bonne théorie — elle nous a permis d'expliquer d'assez nombreux faits restés jusqu'alors assez obscurs.

***

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le gel des cellules ou tissus végétaux détermine toujours un appel d'eau à l'extérieur de la cellule.

Cet appel d'eau est produit, chez les plantes aquatiques, par la congélation de l'eau ambiante, chez les plantes aériennes, par la congélation de la mince couche d'eau qui recouvre la surface extérieure des membranes cellulaires.

Consécutivement à cet appel, il se fait une exosmose générale et rapide de l'eau de la cellule, non seulement de l'eau du suc cellulaire renfermée dans les hydroleucites, comme cela a lieu d'ordinaire par la plasmolyse, mais aussi de l'eau qui entre dans la masse du cytoplasma et du noyau.

Le mécanisme de cette sortie de l'eau est le même pour le cytoplasma et le noyau: il se fait, dans les deux cas, une vacuolisation de la matière vivante.

Cette vacuolisation est due à une séparation plus complète s'effectuant, dans la masse plasmique, entre l'eau (qui se rassemble en lacunes, gouttelettes ou vésicules plus ou moins volumineuses) et le plasma devenu moins aqueux (cytoplasma ou nucléoplasma) qui prend la forme d'un complexe alvéolaire (cytoplasma) ou d'un réseau à mailles larges et à filaments épais (noyau).

Une fois effectuée la différenciation en eau et plasma, le

Digitized by Google

passage de l'eau dans la grande vacuole cytoplasmique se fait soit par simple osmose (cas général pour le noyau et probablement pour le cytoplasma), soit par éclatement des vésicules et déversement de leur contenu au dehors (cas de certains noyaux). De la vacuole cytoplasmique, l'eau passe ensuite hors de la cellule par diffusion à travers le protoplasma pariétal et la membrane cellulaire.

L'exosmose de l'eau du cytoplasma ne détermine aucune modification morphologique facile à observer.

La sortie rapide de l'eau du noyau détermine au contraire, non seulement une diminution de volume de celui-ci, mais des modifications profondes dans sa texture, modifications que les procédés de fixation et de coloration des figures nucléaires permettent d'étudier plus facilement.

Les courants d'eau provoqués dans l'intérieur du noyau par un appel d'eau venant du dehors et se faisant sentir dans une, deux ou plusieurs directions différentes, déterminent dans la trame nucléoplasmique une orientation uni-, bi-, ou multipolaire.

Les pôles sont les points de facile sortie de l'eau vers le dehors. Ils sont toujours plus aqueux et par suite moins chromatiques que le reste du noyau.

La position des pôles est toujours en rapport avec le voisinage d'une grande vacuole cytoplasmique : plus la bande de protoplasma qui sépare le noyau du suc cellulaire est mince, plus la sortie de l'eau par osmose est rendue facile, plus le pôle est différencié.

Si cette bande protoplasmique est suffisamment mince et si la membrane nucléaire n'offre que peu de résistance, et aussi sans doute si l'exosmose de l'eau est rapide, il peut y avoir déchirure de la paroi et déversement direct de l'eau du noyau dans la vacuole.

On peut déterminer les mêmes modifications de structure du protoplasma et du noyau en privant d'eau, par divers moyens, des cellules similaires.

La *plasmolyse*, la *fanaison lente* (fanaison naturelle) la *fanaison rapide* (fanaison provoquée) produisent — en particulier dans les cellules du parenchyme de la feuille de Narcisse — les mêmes modifications cytoplasmiques et nucléaires que le gel.

En conséquence, étant donnée cette analogie, étant donné aussi

Digitized by Google

que, dans certains cas particulièrement favorables, l'observation permet de reconnaître qu'au phénomène du gel correspond une exosmose de l'eau des cellules, on doit en conclure que ce phénomène est général et que toujours le gel est corrélatif d'un appauvrissement en eau du cytoplasma et du noyau, avec exosmose de cette eau hors de la cellule.

La théorie de la mort par gel développée surtout par Molisch trouve une confirmation directe, d'ordre cytologique, dans les résultats de nos expériences : *la mort par gel est en réalité une mort par dessiccation.*

Si l'on admet avec Nägeli (théorie micellaire) que l'eau existe dans la cellule sous trois états (eau du suc cellulaire, eau de capillarité, eau de constitution), différant surtout par le degré de mobilité ou de liberté de ses molécules, et par suite entrant en jeu de façon inégale dans la réaction contre le gel, on peut, en outre, expliquer divers faits restés jusqu'alors assez obscurs : rigidité du protoplasma par le froid, reviviscence de certains tissus gelés, résistance inégale des végétaux au gel, etc.

En un mot, les phénomènes cytologiques dus au gel offrent un remarquable parallélisme avec les phénomènes produits par la dessiccation.

Digitized by Google

EXPLICATION DES PLANCHES 12, 13 et 14.

Lettres communes à la plupart des figures : N, noyau ; *n*, nucléole ; V, vacuole cytoplasmique ; *v*, vacuole nucléaire ; *a*, anneau chromatique équatorial ; *c*, calotte chromatique polaire.— Les flèches (→) indiquent les pôles du noyau orienté.

Planche 12

Narcissus Tazetta L. — Cellules du parenchyme des feuilles. — Sauf pour la fig. 1, toutes les cellules représentées sont des cellules gelées.

Fig. 1. — Noyau normal de forme sphérique (vue perspective) ; *n*, nucléole. — (Gross. = 1000).

Fig. 2. — Cellule à noyau aplati (coupe optique), après l'action du gel. — (900).

Fig. 3 (en haut de la Pl. 12, à droite). — Noyau gelé en forme de gouttière, avec vacuole interne faisant hernie du côté de la vacuole cytoplasmique V ; structure unipolaire sans formation de calotte chromatique véritable. — (1000).

Fig. 4. — Portion de cellule gelée ; noyau à structure bipolaire, avec anneau chromatique épais ; *pv*, cytoplasma largement vacuolisé. — (780).

Fig. 5. — Cellule gelée à cytoplasma très vacuolisé *pv*, et à noyau pariétal présentant une orientation bipolaire, avec une légère accumulation de la matière chromatique dans une zone équatoriale. — (1000).

Fig. 6. — Cellule gelée à noyau aplati non pariétal ; 6 *a*, coupe optique ; 6*b*, vue perspective ; le nucléole *n* est allongé parallèlement à la ligne des pôles. — (900).

Fig. 7. — Cellule gelée où le noyau sphérique est logé dans une lame transversale de protoplasma. Le noyau a une structure bipolaire, la chromatine est presqu'entièrement périphérique et rassemblée en 8-10 masses irrégulières formant un anneau équatorial incomplet *a*. — (900).

Fig. 8. — Gros noyau ellipsoïdal vu par une de ses extrémités. Le gel y a rassemblé la chromatine en un anneau équatorial presque continu *a* ; *t*, trabécules chromatiques traversant le noyau de part en part. — (900).

Fig. 9. — Noyau gelé à structure nettement bipolaire ; 9*a*, coupe optique montrant la chromatine périphérique et le nucléole subpériphérique ; 9*b*, le même vu par sa face supérieure ; 9*c*, le même vu par sa face inférieure. — (900).

Fig. 10. — Cellule à noyau sphérique pariétal ; la chromatine est rassemblée en une couronne faisant saillie à la surface du noyau. — (780).

Fig. 11. — Cellule gelée à vacuole cytoplasmique unique ; le noyau pariétal N a pris une structure unipolaire. — (580).

Fig. 12. — Portion de cellule gelée où la structure unipolaire du noyau

Digitized by Google

est évidente ; ici, par exception, la chromatine s'est accumulée près du pôle ; 12 *b*, schéma de la structure précédente ; *c*, calotte chromatique. — (780).

Fig. 13. — Cellule à noyau pariétal où la structure bipolaire due au gel est manifeste ; *n*, nucléole allongé parallèlement à la ligne des pôles ; 13 *b*, schéma où la flèche indique la direction dans laquelle était vu le noyau dessiné en 13 *a*. — (900).

Fig. 14. — Noyau gelé vu en perspective ; le réseau chromatique est très réduit ; le nucléole *n* est très allongé parallèlement à la ligne des pôles. — (900).

Fig. 15. — Noyau sphérique gelé, présentant le maximum de déformation : la chromatine est rassemblée en un anneau équatorial régulier *a*, d'où partent de minces fibrilles méridiennes devenant bientôt achromatiques ; le nucléole a disparu. — (780).

Fig. 16. — Noyau semblable au précédent ; l'anneau chromatique équatorial est continu et régulier, les fibrilles méridiennes *f* cessent d'être chromatiques avant d'atteindre les régions polaires. — (1000).

Planche 13

Fig. 17 — Parenchyme de la feuille de Narcisse. Noyau pariétal ovoïde, non gelé ; *n*, gros nucléole. — (1000).

Fig. 18 à 20. — *Leucoium vernum* (cellules du nucelle).

Fig. 18. — Coupe optique d'un noyau inclus profondément dans le cytoplasma ; noyau et cytoplasma sont vacuolisés dans toute leur masse. (1000).

Fig. 19. — Coupe optique d'une cellule gelée. N, noyau à structure bipolaire où la chromatine est rassemblée en une plaque équatoriale *pl*, très fortement colorée. — (1000).

Fig. 20. — Coupe optique d'un noyau à structure unipolaire offrant une grande vacuole et une calotte chromatique compacte. — (1000).

Fig. 21. — Cellule gelée d'un pédoncule de Tulipe (*Tulipa Gesneriana* L.). Le noyau vu en perspective présente une couronne chromatique équatoriale discontinue *c*, d'où partent de minces fibrilles méridiennes bientôt achromatiques. — (1000).

Fig. 22 à 26. — Parenchyme de l'axe hypocotylé du Haricot (*Phaseolus vulgaris* L.).

Fig. 22. — Portion de cellule gelée montrant un noyau pariétal aplati avec orientation bipolaire du réseau chromatique ; *n*, nucléole allongé dans la direction des pôles. — (1000).

Fig. 23. — Noyau gelé, vu en perspective, à structure bipolaire ; 23 *a*, anneau chromatique équatorial ; *n*, nucléole central porté par un trabécule chromatique diamétral ; 23 *b*, schéma de la structure précédente. — (900).

Digitized by Google

Fig. 24. — Cellule gelée montrant un noyau à structure bipolaire avec anneau équatorial et nucléole central. — (900).

Fig. 25. — Noyau gelé porté par une lame transverse de protoplasma. Le noyau présente deux vacuoles renflées faisant saillie dans le suc cellulaire et un anneau chromatique équatorial avec nucléole central. — (900).

Fig. 26. Noyau analogue au précédent, mais avec une grande vacuole *v* et deux petites ; *é*, anneau chromatique sub-équatorial ; *m*, lame méridienne chromatique séparant les deux petites vacuoles. — (900).

Fig. 27 à 36. — Cellules de la paroi de l'ovaire de Tulipe (*Tulipa Gesneriana* L.).

Fig. 27. — Noyau normal non gelé ; *n*, nucléole principal. — (1350).

Fig. 28. — Noyau gelé, présentant une grande vacuole centrale et de nombreuses petites vacuoles pariétales. — (1350).

Fig. 29. — Noyau gelé, vacuolisé, vu par sa face supérieure ; deux des vacuoles ont déversé leur contenu au dehors. — (1350).

Fig. 30. — Le même vu en coupe optique ; la vacuole principale *v* débouche en dehors. — (1350).

Fig. 31. — Noyau gelé très finement vacuolisé (coupe optique). — (1350).

Fig. 32. — Noyau gelé à larges vacuoles *v* ; *pv*, cytoplasma fortement vacuolisé. — (1350).

Fig. 33. — Cellule à cytoplasma très vacuolisé *pv*, mais avec noyau resté homogène. — (1350).

Fig. 34. — Noyau ayant pris par le gel une structure bipolaire ; *a* épaisse couronne chromatique équatoriale, elle-même vacuolisée ; *pp*, ligne des pôles (vue perspective). — (1350).

Fig. 35. — Noyau pariétal où le gel a déterminé la formation d'une grande vacuole *v*, avec rejet de la masse chromatique sous forme de calotte *c* au pôle opposé. — (1350).

Fig. 36. — Noyau analogue au précédent, mais à calotte chromatique discontinue (vue perspective). — (1350).

Fig. 37. — Portion de cellule du parenchyme de la tige de Lupin (*Lupinus albus* L). La matière chromatique du noyau gelé s'est rassemblée en un demi-anneau *a* ; *n*, nucléole subpariétal. — (1000).

Fig. 38. — Cellule de la feuille de *Clivia miniata*. Le gel a déterminé dans le noyau une structure bipolaire ; *c*, couronne chromatique équatoriale ; *n*, nucléole non superficiel. — (1000).

Fig. 39 à 42. — Cellules du parenchyme de Narcisse (*Narcissus Tazetta* L.) fanées à l'air libre.

Fig. 39. — Noyau d'une cellule du parenchyme vasculaire d'une feuille fanée lentement à l'air libre : il montre une vacuolisation générale avec orientation bipolaire ; le réseau chromatique est épais. — (1120).

Digitized by Google

Fig. 40. — Noyau semblable au précédent, mais avec orientation moins nette. — (1120).

Fig. 41. — Noyau desséché du parenchyme vasculaire, à structure bipolaire; la chromatine est rassemblée en nodules équatoriaux superficiels. (1120).

Fig. 42. — Portion de cellule desséchée du parenchyme non vasculaire, montrant un cytoplasma fortement vacuolisé *pv* et un noyau sphérique N à structure bipolaire très nette; *a*, couronne chromatique équatoriale subcontinue. — (1120)

PLANCHE 14.

Fig. 43. — Parenchyme de feuille de Narcisse. Portion de cellule gelée montrant le cytoplasma très vacuolisé *pv*, et le noyau diffus; *chr*, masse chromatique nucléaire diffuse; *f*, filets trabéculaires chromatiques. — (1000).

Fig. 44. — Cellule gelée du parenchyme de Jacinthe (*Hyacinthus orientalis* L.) montrant un noyau éclaté avec de la chromatine périphérique rassemblée à un pôle, et une masse chromatique expulsée *b*. — (1000).

Fig. 45 à 55. — Parenchyme de Narcisse.

Fig. 45 — Cellule desséchée rapidement; cytoplasma vacuolisé. — (750).

Fig. 46. — Cellule fanée à l'air libre; cytoplasma vacuolisé. — (1120).

Fig. 47. — Cellule desséchée rapidement; *pv*, cytoplasma vacuolisé. — (420).

Fig. 48. — Noyau d'une cellule desséchée rapidement; il montre une couronne chromatique équatoriale avec trabécules chromatiques méridiens. — (1120).

Fig. 49. — Noyau d'une cellule desséchée rapidement; l'anneau chromatique équatorial *a* est régulier et fait saillie au dehors. — (1200).

Fig. 50. — Cellule desséchée rapidement; le noyau, porté par une lame médiane de cytoplasma, a pris une orientation bipolaire, avec anneau chromatique équatorial *a*. — (1200).

Fig. 51. — Cellule fanée à l'air libre; le noyau porté par une lame médiane de cytoplasma a une structure bipolaire avec anneau chromatique incomplet. — (1200).

Fig. 52. — Petite cellule du parenchyme vasculaire, fanée à l'air libre; le noyau a une structure bipolaire. — (1200).

Fig. 53. — Portion de cellule plasmolysée par de la glycérine à 10 °/₀ éosinée; le noyau médian présente trois vésicules aqueuses latérales. — (750)

Fig. 54. — Cellule plasmolysée à noyau pariétal; 54 *a*, noyau présentant deux vésicules aqueuses dont une saillante à l'extérieur; 54 *b*, le même une heure plus tard; la vésicule en saillie a crevé au dehors. — (750)

Fig. 55. — Cellule plasmolysée à noyau pariétal; le noyau présente une grosse vésicule aqueuse sur le point d'éclater au dehors. — (750).

Digitized by Google

Fig. 56 à 59. — Poil staminal de *Tradescantia virginica*.

Fig. 56. — 56 *a*, cellule terminale en voie de division; 56 *b*, la même, gelée, observée aussitôt après le dégel : les noyaux-filles ont réagi inégalement contre le gel; 56 *c*, la même, dix-huit heures après le dégel : une cloison granuleuse s'est formée entre les deux noyaux-filles. — (480).

Fig. 57. — 57 *a*, deux cellules terminales en voie de division; 57 *b*, les mêmes, gelées, examinées aussitôt après le dégel; 57 *c*, la cellule non terminale, examinée quinze minutes après le dégel. — (480).

Fig. 58. — Portion de poil gelé; le cytoplasma et les noyaux sont vacuolisés. — (480).

Fig. 59. — 59 *a*, cellule terminale en voie de division, avant le gel; 59 *b*, la même après un séjour de 30 minutes à —12°; 59 *c*, la même dix-huit heures après le dégel. — (480).

Fig. 60 à 66. — Cellules et noyaux de *Spirogyra majuscula*.

Fig. 60. — Noyau normal de *Spirogyra*, avec la petite masse de protoplasma qui l'entoure et les longs trabécules qui la relient au protoplasma pariétal du filament. — (300).

Fig. 61, 62, 63, 64. — Noyaux gelés pendant 15 minutes à —12°; *n*, nucléole; V, vésicule aqueuse cytoplasmique. — (300)

Fig. 65. — Noyau gelé pendant 15 minutes à —12°; *n*, nucléole; V, vésicule aqueuse cytoplasmique. — (430).

Fig. 66. — Cellule de *Spirogyra* gelée; le protoplasma s'est contracté et vacuolisé; la chlorophylle est diffuse, le noyau n'est pas visible; les pyrénoïdes ont été figurés de couleur sombre. — (480).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE

PALÉONTOLOGIE VÉGETALE

PUBLIÉS DANS LE COURS DES ANNÉES 1897-1900

par M. R. ZEILLER (Suite).

M. Géneau de la Marlière (1) a constaté de même, sur des bois de Conifères des tourbières de la vallée du Petit Morin, une altération profonde d'origine microbienne, qui ne laisse subsister que les membranes moyennes des trachéides et paraît avoir modifié leur composition en la rapprochant de celle de la callose.

La concordance des observations faites sur les différents combustibles, la présence dans les débris végétaux houillifiés de mycéliums attribuables à des Hyphomycètes ainsi que de Bactériacées diverses, très analogues les uns et les autres à leurs homologues des tourbes, enfin la similitude parfaite de constitution que l'on constate entre les tourbes et certaines houillies végétales silicifiées, comme celle des magmas quartzeux de Grand'Croix, conduisent M. Renault à admettre l'existence, aux époques anciennes, de marécages semblables aux marécages tourbeux actuels : les débris végétaux y étaient attaqués d'abord, près de la surface, par des micro-organismes aérobies, puis par des Bactéries anaréobies; ils pouvaient être ensuite transportés, par l'effet d'inondations, dans des bassins de dépôt plus profonds, où l'action bactérienne se continuait et complétait la transformation en houille. L'examen microscopique des bois houillifiés y révèle d'ailleurs l'existence de petites vacuoles qui semblent devoir correspondre à des bulles gazeuses dégagées par la fermentation, dans la masse ramollie et pâteuse; des pétioles lignitisés de Palmiers oligocènes ont donné lieu aux mêmes constatations, et il est vraisemblable que le grisou de la houille se trouve précisément renfermé dans de telles vacuoles. Pour tous les combustibles fossiles, le travail bactérien a eu pour résultat une élimination d'hydrogène et d'oxygène, et leur composition dépend de l'importance plus ou moins grande de cette élimination, laquelle a dû varier suivant les conditions de milieu, suivant la nature des Bactéries qui l'ont déterminée. L'hydrogène et l'oxygène ont dû se dégager, comme dans diverses fermentations

(1) L. Géneau de Lamarlière : *Sur le bois de Conifères des tourbières* (C. R. Acad. sc., CXXXI, p. 511-512 ; 1900).

Digitized by Google

actuelles, sous forme de produits gazeux, tels que formène, acide carbonique, eau et peut-être hydrogène : c'est ainsi que M. Renault indique la transformation de la cellulose $(C^6 H^{10} O^5)^n$ en boghead, correspondant à la formule $C^2 H^3$, ou en houille, correspondant à la formule $C^9 H^6 O$, comme pouvant être représentée par les formules respectives :

$$(C^6 H^{10} O^5)^2 = 2 C^2 H^3 + 3 CH^4 + 5 CO^2 + 2 H,$$
$$\text{et } (C^6 H^{10} O^5)^4 = C^9 H^6 O + 7 CH^4 + 8 CO^2 + 3 H^2 O.$$

Je ferai observer toutefois que ces formules n'indiquent que la possibilité d'une telle transformation, et qu'on pourrait en concevoir d'autres analogues, telles, par exemple, que :

$$(C^6 H^{10} O^5)^{10} = 8 C^2 H^3 + 19 CH^4 + 25 CO^2,$$
$$\text{et } (C^6 H^{10} O^5)^7 = C^9 H^6 O + 16 CH^4 + 17 CO^2;$$

en préjugeant par avance la nature des composés gazeux qu'on suppose devoir se dégager, et en déterminant les coefficients de manière à ce qu'ils satisfassent à l'équation.

C'est également à des fermentations, qu'il compare à celles qui se produisent dans la fabrication de l'alcool, que M. Lemière, s'inspirant évidemment des idées de M. Renault, rapporte la formation de la houille (1) : il présume que dans une première phase, et sans doute sous l'action de ferments solubles, les débris végétaux se sont transformés en une sorte de gelée ou de pulpe qui a constitué la matière fondamentale, prédominante, par exemple, dans les cannels ; puis des Bactéries, successivement aérobies et anaérobies, ont transformé les hydrates de carbone, par élimination de formène et d'acide carbonique, en hydrocarbures et ont donné ainsi au combustible fossile sa constitution définitive ; leur action s'est arrêtée plus ou moins tôt, suivant que le milieu est devenu plus ou moins rapidement antiseptique ; M. Lemière n'a fourni toutefois aucune observation à l'appui de ses hypothèses.

M. C. Eg. Bertrand a continué les études qu'il avait commencées, en partie en collaboration avec M. Renault, sur les bogheads, et il les a étendues à divers autres combustibles analogues ou schistes bitumineux (2), qu'il a soumis à l'analyse la plus approfondie et la plus détaillée. Les divers charbons ou schistes examinés par lui présentent ce caractère commun, d'être constitués par une matière fondamentale

(1) L. Lemière : *Transformation des végétaux en combustibles fossiles* (Congrès géol. intern., France 1900, p. 1[illegible]0 ; p. 502-520).

(2) Voir notamment : C. E. Bertrand : *Premières notions sur les charbons de terre* (Bull. Soc ind. min., XI, p. 551-559 ; 1898) ; *Conférence sur les charbons de terre, charbons humiques et charbons de purins* (Bull. Soc. Belge de géol., de paléont., et d'hydrol., XI, Mém., p. 284-310 ; 1898) ; *Les charbons humiques et les charbons de purins* (Trav. et Mém. Univ. de Lille, VI., Mém. n° 21, 218 p., 11 pl. ; 1898) ; *Description d'un échantillon de Kerosene Shale de Megalong Valley, près Katomba (Nouvelle-Galles du Sud)* (Ann. Soc. Géol. du Nord, XXIX, p. 25-36 ; 1900) ; *Charbons gélosiques et charbons humiques* (Congrès géol. intern., France 1900, p. 159 ; p. 458-497).

Digitized by Google

amorphe, que l'auteur regarde comme une gelée humique, abandonnée par des eaux brunes et ultérieurement pénétrée par des injections bitumineuses de nature variée, qui ont enrichi la masse en éléments hydrocarburés. Il les groupe sous le nom général de charbons humiques, la présence de matières minérales disséminées dans cette trame humique pouvant d'ailleurs, lorsqu'elles sont en quantité assez considérable, les faire passer à de véritables schistes. Il y distingue trois types, les charbons gélosiques, les charbons humiques proprement dits, et les charbons de purins.

Dans les charbons gélosiques ou charbons d'Algues, qui ne sont autres que les bogheads, la gélose des thalles d'Algues constitue la matière dominante : tels sont les bogheads de l'Autunois, du Var, de l'Ecosse, le Kerosene Shale d'Australie. Ce dernier offre toutefois des variétés dans lesquelles la proportion d'Algues diminue de telle sorte que la gelée fondamentale, imprégnée de bitume, devient la matière dominante, et il y a ainsi passage vers les schistes, ou vers les cannels, suivant que les éléments minéraux y sont plus ou moins abondants.

Les charbons humiques proprement dits ont pour types le schiste à huile de Broxburn en Ecosse, le schiste bitumineux oligocène du Bois d'Asson, le schiste crétacé de Céara au Brésil. Les Algues, les spores, les grains de pollen, n'y jouent qu'un rôle absolument subordonné, la matière dominante étant la gelée humique imprégnée de bitume et chargée d'éléments minéraux.

Dans les charbons de purins, tels que les schistes bitumineux de l'Allier, la gelée est chargée en outre de produits stercoraires, et a acquis une plus grande capacité de rétention pour le bitume ; on reconnaît dans ces schistes des débris animaux, écailles et ossements de poissons ou de sauriens, coprolithes, et coquilles d'Ostracodes. La présence de ces dernières dans le charbon humique de Céara atteste que les eaux où s'est formé celui-ci étaient chargées déjà d'une assez forte proportion de matières animales ; c'est un acheminement vers les charbons de purins.

Parmi les organismes rencontrés dans ces différents charbons, M. Bertrand a reconnu quelques types génériques nouveaux, à savoir d'abord des Algues flottantes plus ou moins analogues d'aspect aux *Reinschia ;* ce sont d'une part : *Epipolaïa Boweri* des schistes de Broxburn, qui diffère des *Reinschia* par la forme de ces cellules et par la petitesse ou même l'absence de la cavité centrale des thalles ; d'autre part *Botryococcites Largæ*, des schistes du Bois d'Asson, à thalles pleins, à cellules groupées en îlots séparés par une interposition de gelée. Les schistes de l'Allier ont montré des masses gélatineuses discoïdes contenant de nombreuses cellules sphériques, et affectant l'apparence de zooglées bactériennes ; l'auteur les désigne sous le nom de *Zoogleites elaverensis*, sans pouvoir préciser s'il s'agit là d'une Bactériacée ou d'une Cyanophycée ; enfin, il signale dans les mêmes schistes, sous le nom de

Digitized by Google

Tenuicutites chytridiæformis, des organismes sphéroïdaux rappelant par leur aspect les Chytridiacées.

Quant aux corps bactérioïdes que renferment ces charbons, M. Bertrand formule quelques réserves sur leur interprétation, sans cependant en contester positivement la nature comme l'a fait M. Bommer (1), qui va jusqu'à se demander si des grains d'émeri provenant de la préparation des coupes minces n'auraient pas été parfois pris à tort pour des Microcoques. De pareilles erreurs ne sont assurément pas à craindre de la part d'observateurs aussi attentifs et aussi sûrs que M. Renault et M. Bertrand, et d'ailleurs il n'y a pas à se méprendre sur l'identité d'aspect des préparations faites dans le charbon, et de celles faites sur les échantillons siliciflés, dans lesquelles on ne saurait, à raison de leur dureté uniforme, redouter la pénétration et l'accumulation de grains d'émeri à l'intérieur des cellules. Mais tout en affirmant la nature bactérienne de certains Bacilles et Microcoques fossiles, sur l'identification desquels il ne conserve aucun doute, M. Bertrand se demande si les corps micrococcoïdes ou bacilloïdes qu'il observe dans ces charbons, soit à la surface ou à l'intérieur des organismes qu'ils renferment, soit disséminés dans la gelée fondamentale, ne pourraient pas représenter de simples inclusions inorganiques tout aussi bien que des organismes véritables : des granulations très analogues se montrent en effet dans des roches qui semblent absolument inorganiques; de plus ces corps ne semblent pas avoir été pénétrés par l'injection bitumineuse, et ils apparaissent généralement plus visibles que ne le sont, dans leur voisinage, les cellules végétales véritables appartenant à des organismes non douteux. Néanmoins les conditions générales, les altérations subies par les débris végétaux, la formation même de la gelée fondamentale, sont de nature à faire croire à des actions microbiennes dont il serait tout naturel de voir les agents eux-mêmes dans ces corps bactérioïdes. « Il y a donc », dit M. Bertrand, « un ensemble d'excellentes raisons pour regarder ces corps bactérioïdes comme des restes de cellules bactériennes fossilisées; » mais il juge plus prudent, avant de se prononcer définitivement sur leur attribution, d'attendre des études et des preuves plus démonstratives.

Je mentionnerai encore l'étude détaillée qu'a faite le même savant d'un charbon papyracé de formation récente, provenant du Nord de la France (2), et qu'il a reconnu comme formé essentiellement de débris flottés de Sphaignes et de Mousses.

(1) Ch. Bommer : *Sur quelques causes d'erreurs en paléontologie végétale* (Bull. Soc. belge de géol., de paléont. et d'hydrol., XIV, p. 41-47, 5 fig. ; 1900).

(2) C.-E. Bertrand : *Description d'un échantillon de charbon papyracé ou* Papierkohle *trouvé à Prisches en 1859* (Ann. Soc. Géol. du Nord, XXVIII, p. 171-247 ; 1899).

Digitized by Google

Enfin, je dois citer, pour être complet, les recherches de M. GRESLEY (2) sur les débris végétaux à structure partiellement discernable qu'il a observés dans le charbon, et parmi lesquels, à côté de pinnules de Fougères, de macrospores de graines ou de fragments d'inflorescences, encore reconnaissables et déterminables génériquement, il a signalé une série de types qui lui ont paru nouveaux, mais qu'il n'a pas essayé d'interpréter. En fait, une partie des figures publiées par lui permettent d'y reconnaître, sans doute possible, un certain nombre de types familiers à tous les paléobotanistes, tels que tiges de Fougères, *Psaronius*, tiges de Calamodendrées; les autres, au contraire, sont absolument indéchiffrables, et, si tant est qu'elles répondent vraiment à des débris organisés, elles ne peuvent absolument rien ajouter à nos connaissances sur la flore houillère.

(1) W.-S. Gresley · *Side-light upon coal formation* (Amer. Geologist, XXIII, p. 69 79, pl. II; 1899); *Possible new coal plants in coal* (Ibid., XXIV, p. 199-204, pl. VII-X; 1899; XXVI, p. 49-55, pl. II-V; 1900; XXVII, p. 1-10, pl. I-VII; 1901); *Coal-Plants*; *Incontrovertible evidence of growth in situ* (Geol. Magaz., XXXVII, p. 538-542, 3 fig.; 1900).

(A suivre).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE PHYSIOLOGIE ET DE CHIMIE

VÉGÉTALES

PARUS DE 1893 à 1900 (*Suite*)

Plantes carnivores. — La question de la nutrition azotée des végétaux nous amène tout naturellement à l'étude physiologique des *plantes carnivores.*

Ces plantes sont toutes des Phanérogames dicotylédones et appartiennent à cinq familles végétales : les Droséracées, les Sarracéniacées, les Népenthacées, les Céphalotacées et les Lentibulariacées.

Chacune de ces familles ne comprend qu'un petit nombre de genres mais elle a une aire de dispersion très vaste, surtout les Droséracées. Les plantes carnivores habitent en général les endroits humides ou marécageux, sauf le *Drosophyllum* qui végète dans des régions arides et sèches. Elles sont de dimensions assez restreintes sauf les *Nepenthes* dont certaines espèces épiphytes ont des tiges pouvant atteindre une longueur considérable.

C'est toujours une feuille transformée qui constitue le dispositif destiné à attirer les insectes. Quant à la fonction même de digestion, elle a été signalée pour la première fois par I. Ellis en 1765. Darwin y est revenu avec force détails et considérations biologiques dans son célèbre *Insectivorous plants* en 1875.

L'action protéolytique des feuilles de *Drosera*, des urnes des *Nepenthes* fut généralement admise à la suite des recherches de Darwin, de Hooker, de Morren, de Gorup-Besanez, de Pfeffer, de Vines. Mais en 1890, Raphaël Dubois, constatant la présence de Bactéries dans le liquide de l'urne des *Nepenthes*, se crut autorisé à admettre que les phénomènes de désagrégation ou de fausse digestion observés, sont dus sans aucun doute à l'activité des microorganismes venus du dehors et non à une sécrétion de la plante. Tischutkin se rangea à cette opinion.

Gœbel (1), revenant alors sur ses recherches anciennes, montra que l'urne normale digère bien en l'absence de microorganismes, qu'elle absorbe les produits de la digestion, qu'une solution de peptone ajoutée est absorbée rapidement.

(1) Gœbel : *Pflanzenbiologische Schilderungen*, t. II, S. 186, 1893.

Digitized by Google

Vines (1) précipita du liquide des urnes une substance douée d'une très faible activité. Les essais de digestion étaient faits en présence d'acide chlorhydrique et aussi en présence d'antiseptiques, ce qui permet d'exclure toute idée d'intervention bactérienne. L'auteur obtint aussi des extraits glycériques des urnes, qui étaient très actifs surtout quand l'organe était jeune. Mais il ne peut déceler de véritable peptone dans les produits de la digestion et conclut que la fibrine est transformée probablement en albumose.

Clautriau (2) vient de faire voir, tout récemment, qu'il existe bien une zymase peptonifiante agissant en milieu acide, sorte de pepsine végétale que l'on peut mettre en évidence par les produits de son action sur les matières albuminoïdes.

Chez les *Nepenthes*, comme chez les *Drosera*, une excitation est nécessaire pour provoquer la sécrétion abondante, non seulement de l'acide sans lequel la peptonification ne pourrait avoir lieu, mais encore du ferment lui-même. La sécrétion est toujours accompagnée d'une certaine quantité de mucilage. Elle s'arrête quand l'urne est séparée de la plante.

Très fréquemment, après la digestion, le liquide prend une teinte ambrée qui doit être due à une matière colorante dérivant probablement de substances tanniques contenues dans les glandes.

Quoique les essais de digestion à l'étuve ne laissent aucun doute sur la présence d'une zymase peptonifiante dans le liquide des urnes excitées, on ne peut mettre son action en évidence dans les urnes saines du *Nepenthes melamphora* observé dans son habitat naturel. La disparition de l'albumine se fait si rapidement chez cette plante qui vit à une température à laquelle son liquide d'urne n'a aucune action *in vitro*, qu'il semble logique d'admettre que la peptonification *complète* des matières protéiques n'est pas indispensable à leur absorption. Un fait analogue se rencontrerait en physiologie animale en ce qui concerne la muqueuse stomacale qui est capable, admet-on, d'absorber les albuminoïdes des aliments bien avant leur transformation complète en peptones.

La rapidité de l'absorption des albuminoïdes plus ou moins transformés explique pourquoi l'on ne constate généralement pas de développement microbien dans le liquide. Mais si l'urne est trop remplie d'insectes, une putréfaction se manifeste qui est très bien supportée par la plante, celle-ci étant capable d'utiliser l'azote de l'ammoniaque et des acides amidés.

L'analyse montre que l'azote des albuminoïdes disparaît presque totalement du liquide des urnes. La digestion doit donc constituer un

(1) Vines : *The proteolytic enzyme of* Nepenthes (Annales of Botany, XI, p. 897; p. 565, XII, 1898; p. 547).

(2) Clautriau : *La digestion dans les urnes de* Nepenthes (Mémoires couronnés et Autres mémoires publiés par l'Académie royale de Belgique, 1900).

Digitized by Google

appoint d'aliment azoté pour la plante, ce qui, selon l'auteur, serait d'autant plus utile que le *Nepenthes* vit très souvent en épiphyte et doit avoir à sa disposition moins d'aliment azoté que les plantes terrestres.

Substances minérales. Travaux divers. — L'acide phosphorique qui est à la disposition des plantes dans le sol est à l'état insoluble; mais les racines sécrètent des acides qui le solubilisent progressivement et cela de telle sorte que les liquides du sol s'enrichissent en cet élément au fur et à mesure qu'ils s'appauvrissent; ce fait explique, selon Th. Schlœsing (1) fils, la constance du titre des dissolutions, lequel est, comme on le sait, très faible.

Bien que les plantes aient le pouvoir de se nourrir aux dépens de l'acide phosphorique insoluble, il n'en reste pas moins que les diverses plantes ne se comportent pas de la même façon vis-à-vis de telle ou telle forme de cet acide. Ainsi Prianichnikoff (2) a trouvé que, dans des cultures sur sable, le Millet et les autres Graminées ou bien n'assimilent pas les phosphorites du tout, ou bien ne les assimilent qu'à un faible degré. On sait que les phosphorites présentent un mélange de phosphate et de carbonate de chaux avec du sable, de l'argile, des oxydes de fer et d'aluminium. Mais avec les Légumineuses il n'en est plus de même; des Pois ayant reçu des phosphorites se développent presque autant que ceux à qui on a donné de l'acide phosphorique.

Il faut ajouter toutefois, ce qui est conforme aux données de la pratique agricole, que la nature du sol influe beaucoup sur le degré d'assimilabilité des éléments minéraux. L'expérience suivante le prouve. Du Seigle qui, comme il a été dit plus haut, utilise mal l'acide phosphorique des phosphorites, est semé dans quatre vases contenant quatre sols différents et dans chacun de ces vases on introduit des phosphorites comme engrais. Or, quand le sol est formé par de la terre noire de Russie, l'effet des phosphorites est nul, alors qu'il est très grand si le sol est constitué par des cendres (podzol) des environs de Moscou.

Quelques années auparavant, Balentine (3) avait observé que le Blé, l'Orge, le Maïs, le Pois et le Navet cultivés dans du sable avec du nitrate de soude et du chlorure de potassium utilisent assez bien le phosphate insoluble tandis que les Haricots et les Pommes de terre n'en retirent aucun avantage. Schreiber (4) a constaté, lui aussi, des phénomènes analogues, mais les plantes qui, dans des expériences, assimilaient le mieux les phosphates minéraux étaient différentes des précédentes (Chanvre, Moutarde blanche, Spergule).

Th. Schlœsing (5) fils s'est préoccupé de savoir quelle était l'*im-*

(1) Th. Schlœsing fils : C. R. CXXVII, 327 et CXXVII, 236.

(2) Prianichnikoff : *Les plantes cultivées assimilent-elles l'acide phosphorique des phosphorites?* Moscou, 1898.

(3) Biedermann's Centralblatt, p. 803, 1897.

(3) C. R. CXXVII, 236, 327, 820; CXXVIII, 1004.

Digitized by Google

portance alimentaire de l'acide phosphorique dissous dans les liquides du sol. Il a commencé par chercher des procédés pratiques pour l'étude des dissolutions phosphoriques. Il a pu alors constater que dans une même terre, le titre de l'acide phosphorique est presque constant et indépendant de la proportion d'eau constituant l'humidité. Selon lui, la quantité de cet acide dissoute dans un sol résulte d'un équilibre entre des actions chimiques très complexes tendant les unes, à insolubiliser, les autres à faire passer en dissolution cet acide, de sorte que, si par quelque cause, la proportion de l'acide phosphorique dissous diminue, une nouvelle quantité d'acide entre en dissolution pour rétablir le titre primitif et inversement. Comme, d'autre part, la quantité dissoute est très petite par rapport au stock de phosphates du sol, il en résulte que l'acide phosphorique peut se renouveler dans les dissolutions au fur et à mesure que la végétation l'y consomme et alors, malgré sa proportion toujours faible, il ne peut plus être considéré comme négligeable pour l'alimentation de nos végétaux. L'auteur, poursuivant ses recherches, a trouvé que les terres qui cèdent le plus d'acide phosphorique aux acides très faibles sont aussi celles qui en cèdent le plus à l'eau ordinaire; d'où il suit que le degré d'assimilabilité des phosphates minéraux est aussi bien indiqué par le procédé nouveau de Schlœsing que par l'ancien procédé qui consistait à attaquer ces phosphates par des acides faibles, l'acide acétique par exemple.

Et maintenant comment se fait la *migration du phosphate de chaux* dans les plantes ? Vaudin (1) a trouvé que les sucres, en présence des malates alcalins, dissolvent ce sel. Or on sait que le phosphate s'accumule dans la tige, puis dans l'épi et le grain. Mais en Juin il y a dans le grain de l'acide malique, en Juillet de l'acide malique et de l'acide succinique, en Août, nn peu d'acide succinique et plus d'acide malique. D'autre part, pendant la germination, l'amidon se transforme en sucre et l'acide succinique disparaît pour faire place à l'acide malique; on comprend alors que le phosphate de chaux soit solubilisé et puisse voyager. Quand le grain se forme, le sucre se change en amidon et l'acide succinique apparaît, probablement par réduction de l'acide malique dont la proportion devient alors nulle; quant au phosphate, il s'insolubilise en même temps que l'amidon. Dans les Légumineuses ce seraient les citrates qui joueraient le même rôle que les malates,

J. Stoklasa (2) s'est posé la question de savoir si l'*arsenic* peut remplacer le phosphore dans la nutrition minérale des plantes.

L'acide arsénieux et l'acide phosphoreux sont très toxiques; ainsi des doses très faibles d'acide arsénieux telles que $\frac{2}{1.000.000}$ suffisent

(1) Vaudin : *Sur la migration du phosphate de chaux dans les plantes* (Annales de l'Institut Pasteur, p. 636, 1895).

(2) Stoklasa : Land Versuchs. St 1894, 45, p. 161 et Annales agronomiques. XXIII, p. 471 ; 1897).

Digitized by Google

pour tuer les plantes (1). Mais il n'en est plus de même pour les acides arsénique et phosphorique. En mettant, dans une solution nutritive 0gr.0142 du premier et 0gr.023 du second par litre, il n'y a pas d'action toxique; seulement, à cette dose l'acide phosphorique augmente le rendement tandis que l'acide arsénique n'agit pas.

L'arsenic ne remplace pas le phosphore dans la formation de la nucléine qui, elle, contient 10 p. 100 de ce dernier corps. D'autre part la lécithine, qui joue un si grand rôle dans la formation de la chlorophylle, n'est pas influencée dans sa production par l'arsenic. Toutefois des essais ont montré que sans phosphore, les feuilles restent jaunes sur une tige relativement courte; sans phosphore mais avec arsenic, la plante prend un développement plus grand et les feuilles sont d'un bleu vert, ce qui paraît dû à un mélange de l'acide arsénique avec les dérivés de la chlorophylle. Quand le phosphore est remplacé par l'arsenic, il se forme beaucoup de furfuroïdes (produits analogues à la gomme de paille et qui, par déshydratation, donnent du furfurol). Ces furfuroïdes sont des pentosanes qui par hydrolyse donnent les pentoses. L'arsenic qui pousse ainsi à la formation des furfuroïdes augmente par le fait même le développement des organes assimilateurs.

Enfin, quand l'acide arsénique est accompagné d'acide phosphorique il n'augmente pas la production végétale.

Bouilhac (2), dans ses études sur les Algues d'eau douce, a trouvé que le *Stichococus bacillaris* donne les rendements les plus élevés quand la solution nutritive contient 1 pour 1.000 d'*acide arsénique*.

Le même auteur a trouvé qu'une dissolution renfermant 0gr.001 par litre d'acide phosphorique à l'état de phosphate de potasse ne donnait que 0gr.,40 en moyenne de *Schizothrix lardaceu* pesé à l'état sec tandis qu'on obtient 1gr.80 environ si l'on ajoute à la solution 0gr.5 par litre d'arséniate de potasse.

Quant aux Phanérogames, elles périssent toujours quand on les élève en solutions arsénicales. Ce résultat est, comme on le voit, un peu en contradiction avec celui qui a été obtenu par Stoklasa.

Dans un ordre d'idées analogue au précédent, Demoussy (3) a cherché à savoir si les *bromures* et les *iodures* peuvent se substituer aux *chlorures*. Des plants de Colza, enracinés dans une dissolution de bromure de potassium ont pris en 27 jours 18gr.16 de brome, ce qui constitue une absorption un peu plus faible que pour le chlore, mais

(1) Il est bon de rappeler ici que des plantes élevées par Nobbe dans des solutions nutritives en présence de traces très faibles d'arsenic ont été défavorablement influencées. Lyttkens (*Tidskr. Landsmän*, 15, p. 172, 1844) a montré que des superphosphates obtenus à l'aide d'acide sulfurique provenant de pyrites arsenifères constituent un poison très dangereux pour les plantes élevées en terre.

(2) Bouilhac : Annales agronomiques, XXIV, p. 561.

(3) Demoussy : Annales agronomiques, XXV, pp. 497, 561.

Digitized by Google

l'iodure de potassium, au contraire, s'est montré très nocif, surtout en solution concentrée.

Benecke (1) a étudié, en expérimentant sur le *Penicillium glaucum* et l'*Aspergillus niger*, la valeur alimentaire de certains éléments minéraux. Ainsi il a vu que le *calcium* est bien indispensable, le *potassium* l'est aussi mais à un degré moindre. Le *rubidium* et le *cæsium* sont utiles, mais ils ne remplacent pas le potassium. Quant au glucinium et au magnésium ils sont toxiques pour les racines des plantes ; mais le calcium contrebalance les mauvais effets du magnésium, ainsi que l'a montré Lœw. L'auteur ne dit pas s'il en est de même vis-à-vis du glucinium

Heinrich (2) s'est occupé de l'influence de la *potasse* et de la *chaux* sur le développement du Lupin. Cette plante peut pousser dans un sol pauvre en acide phosphorique mais elle a besoin de beaucoup de potasse. La vigueur du Lupin ne tient pas, comme on l'a cru, à sa pauvreté en chaux. Ainsi les Lupins les plus riches en chaux sont ceux qui ont poussé sur un sol plâtré, puis viennent ceux qui ont poussé dans de la terre ordinaire. Si l'on ajoute de la chaux au milieu, le rendement baisse mais cela ne veut nullement dire que le Lupin obtenu soit très riche en cet élément. Contrairement aux conclusions de Schulze-Lupitz, on n'a pas observé que les mauvais effets de la chaux pussent être annihilés par l'emploi d'engrais de potasse.

L'auteur a montré en outre que le phosphate de chaux provoque une augmentation de la teneur en acide phosphorique dans les plantes ; l'addition de carbonate de magnésie rend aussi les Lupins plus riches en magnésie.

Schlœsing fils (3) a fait pour la *potasse* un travail analogue à celui que nous avons analysé plus haut en ce qui concerne l'acide phosphorique. Le stock de potasse insoluble du sol est énorme comme celui de phosphate ; les plantes l'utilisent de même grâce aux sécrétions de leurs racines, mais elles prennent aussi la potasse que les liquides du sol arrachent progressivement et dont le titre demeure constant comme pour l'acide phosphorique.

Bokorny (4) a étudié, à l'aide d'Algues vertes, le rôle du *calcium* et du *magnésium* sur le développement des organites de la cellule.

Quand les deux éléments font défaut dans la solution nutritive, les Algues ne peuvent continuer à vivre, le noyau et les chloroleucites sont très atteints ou désorganisés. Si la solution manque seulement de calcium, l'appareil chlorophyllien subit une réduction manifeste. Sans

(1) Benecke : Beuchte Deut. bot. Ges. N° 12, p. 105
(2) Heinrich : Zweiter Ber. Landw. Vers. Stat. Rostock, pr. 272-278, 1894.
(3) Schlœsing fils : C R. CXXX, p 422.
(4) Bokorny : Bot. Centralb. LXII, p. 1.

Digitized by Google

magnésium, l'action est moins nette; néanmoins les noyaux diminuent en même temps que les pyrénoïdes des chloroleucites. La réduction de l'appareil chlorophyllien en l'absence de calcium s'expliquerait en admettant avec Lœw que ce dernier consiste en une combinaison de calcium-nucléine. Toutefois, il est juste de dire que le manque de potassium produit un effet analogue mais cela tiendrait, selon Nobbe, Erdmann et Schrœder, à l'impossibilité dans laquelle se trouveraient les plantes d'assimiler le carbone. Sans calcium la plante peut décomposer le gaz carbonique mais alors les chloroleucites ne peuvent se développer d'où il suit que cet élément agit quand même, bien que d'une façon indirecte, sur la fonction assimilatrice.

Haselhoff (1) a essayé de déterminer le rôle alimentaire de la *strontiane* dans la végétation. Ses expériences ont porté sur l'Orge et le Haricot cultivés en terre, sur la Féverole et le Maïs élevés dans des solutions nourricières. La strontiane était donnée sous forme de carbonate et de nitrate. Selon l'auteur, la strontiane ne nuit pas au développement des plantes; elle est réellement absorbée et paraît remplacer la chaux; mais ce dernier effet ne se produit que si la chaux et les autres aliments du sol sont en quantité insuffisante.

Quel est le *mécanisme* suivant lequel se fait l'utilisation des sels dont nous venons de parler ? Depuis les célèbres *Recherches chimiques sur la végétation* de De Saussure, on sait que les sels minéraux et non pas l'eau seulement pénètrent dans les plantes, que l'eau « y est sucée en beaucoup plus grande raison que les sels dissous », qu'enfin un corps serait absorbé en proportion d'autant plus forte que sa solution est moins visqueuse. Beaucoup plus tard, le sillon creusé par l'illustre physiologiste de Genève fut repris par Graham dans ses belles recherches sur la diffusion. En 1865, Dehérain montra qu'une substance ne s'accumule dans un tissu que si elle y devient insoluble et les faits qu'il a observés sont absolument conformes aux lois établies par le savant physicien anglais. Mais alors comment peuvent s'accumuler dans les plantes des sels solubles comme par exemple les nitrates ?

A la suite des recherches de Naegeli, Sachs, De Vries, Pfeffer, Klebs, Ianse, Famintzine, on fut amené à penser que, dans certains cas, des sels solubles peuvent pénétrer à l'intérieur du suc cellulaire d'où il leur est impossible ensuite de diffuser au dehors, soit par suite de propriétés spéciales du protoplasma vivant, soit à cause de la présence, dans le suc cellulaire, de substances avec lesquelles ils contractent des combinaisons colloïdes.

Demoussy (2) a repris cette question en s'occupant de l'*absorption des azotates et des chlorures*.

(1) Haselhoff : Landwirth Jahrb. XXII; p. 851. 1893.

(2) Demoussy : *Absorption par les plantes de quelques sels solubles*. Thèse de Doctorat. Paris, 1899.

Digitized by Google

L'abondance des nitrates dans les végétaux à certaines époques de leur existence s'explique par la rapidité avec laquelle les sels sont saisis même dans les solutions très étendues. Les nitrates ainsi absorbés sont retenus par la plante et soustraits à l'action des dissolvants extérieurs ; mais cette propriété est liée à la vie de la plante, lorsque celle-ci est tuée, elle laisse immédiatement diffuser au dehors les nitrates qu'elle renferme.

Lorsque le métal avec lequel l'acide azotique est uni n'est pas toxique, sa nature n'a pas d'influence sur l'absorption ; à la condition d'être présenté isolé, le nitrate de sodium est aussi bien absorbé que celui de potassium, les nitrates de calcium et de magnésium sont pris aussi aisément que ceux de potassium et de sodium. Au contraire les nitrates de lithium, de strontium et de baryum ne sont absorbés qu'en très faible quantité et font rapidement sentir leurs effets nuisibles.

Les chlorures sont absorbés aussi énergiquement que les nitrates et ils sont retenus de même par les propriétés du protoplasma vivant.

Somme toute, les différents métaux inoffensifs offerts isolément pénètrent à peu près aussi facilement les uns que les autres dans les jeunes végétaux ; mais quand les différents sels sont mélangés, un choix se fait au sujet duquel on sait encore bien peu de choses. Ainsi, dans un mélange de chlorure et de nitrate, les plantes prennent plus d'azote nitrique que de chlore ; entre le potassium et le calcium le choix se porte sur le premier métal ; enfin, chose remarquable, en présence du potassium, le sodium peut être complètement laissé de côté, tandis que le calcium n'empêche pas l'absorption du sodium.

Ces phénomènes d'*absorption élective* ont été étudiés récemment par Pfeffer (1), mais il s'agissait, cette fois, de matières organiques mises à la disposition de Champignons tels que l'*Aspergillus niger* et le *Penicillium glaucum*. En employant un mélange de glucose et de glycérine, l'auteur a constaté que les deux corps sont bien utilisés mais que le glucose est pris de préférence ; si ce glucose est offert en petite quantité il est absorbé entièrement avant que la glycérine soit attaquée. L'acide lactique se comporte comme la glycérine. L'acide acétique est pris en plus forte proportion que le glucose. Si l'on remplace le dextrose par des peptones on obtient des résultats analogues. Enfin, les différentes moisissures n'attaquent pas de la même façon l'acide tartrique droit et l'acide tartrique gauche d'un mélange et les préférences paraissent être en relation avec des phénomènes d'irritabilité.

La question de l'*accumulation des sels solubles absorbés* se rapproche beaucoup de celle qui a été traitée récemment par Maquenne (2) au sujet de l'enrichissement des racines de Betterave en saccharose. Les sucres réducteurs, en effet, se forment dans les feuilles et de là émigrent

(1) Pfeffer : *Ueber Electionorganischen Nährstoffe* (Jahrb. f wiss. Bot. XXXVIII, t. 1).

(2) Maquenne : Annales agronomiques ; t. XXII, p. 5 et C.R. 1895.

Digitized by Google

vers les racines et s'y transforment en saccharose. Or la pression osmotique, dans les feuilles, est égale à celle qui règne dans les racines. Comme l'équilibre n'existe entre deux cellules voisines qu'autant qu'elles renferment le même nombre de molécules dissoutes, que d'autre part le poids moléculaire du saccharose est double de celui du glucose, il en résulte que le liquide de la racine doit présenter un poids de matière dissoute double de celui qu'on trouve dans les feuilles et c'est en effet ce que l'on observe.

Pendant la période de croissance, quand la cellule verte fonctionne activement, la pression osmotique tend à s'élever constamment dans les feuilles; il se produit vers la racine un afflux continuel des sucres réducteurs qui, au cours de leur migration se transforment en saccharose; la pression osmotique baisse alors ce qui produit un appel nouveau des sucres réducteurs et ainsi de suite.

Quelles sont les substances que laissent *exosmoser* les racines?

On sait que les anciens physiologistes, De Candolle, notamment, admettaient une exosmose régulière de principes minéraux par la voie radiculaire. Mais les recherches de Walter, Dehérain (1) Demoussy (2) n'ont jamais prouvé qu'un sel quelconque, absorbé par les racines, puisse en sortir par diffusion.

Cazpeck (3), qui a étudié cette importante question, a cependant trouvé que les sels de potassium et notamment le phosphate acide sont expulsés abondamment par les Graminées, les Légumineuses, le *Picea excelsa*, le *Rumex acetosa*, etc. La magnésie se rencontre assez souvent mais la chaux est très rare de même que l'acide sulfurique.

Les racines laissent aussi exosmoser des principes organiques tels que le formiate de calcium (*Lepidium satirum*), l'oxalate acide de potassium (*Hyacinthus orientalis*).

L'acide carbonique est aussi un produit d'exosmose mais il est à l'état dissous. C'est ce corps qui corrode les plaques de marbre, de phosphate de calcium, les sels acides n'intervenant que d'une façon tout à fait secondaire.

Enfin l'auteur n'a jamais trouvé de diastases parmi les produits de l'exosmose radiculaire.

Quand on a déterminé la nature des éléments minéraux, la quantité de ces éléments que l'on doit incorporer à un sol donné, pour une culture donnée, il faut encore se demander comment ces engrais seront *distribués*.

Pendant longtemps on a admis qu'il fallait répandre les engrais chimiques à la volée et d'une façon uniforme. Or Petermann avait déjà observé que, pour les Betteraves, il valait mieux enfouir le mélange à

(1) Dehérain : *Chimie agricole*, p. 181.
(2) Demoussy : Loc. cit.
(3) Czapeck : *Zur Lehre der Vurzelauscheidungen* (Jahrb f. wiss. Bot. 1896).

Digitized by Google

une certaine profondeur pour qu'il soit à la disposition des racines; depuis des années déjà, dans le Nivernais, le Bourbonnais et le Berry, les cultivateurs placent le fumier sous les Pommes de terre. BERTHAULT (1) et DEHÉRAIN (2) ont montré que ce procédé est avantageux pour la Betterave et la Pomme de terre. SCHLŒSING (3), PRUNET (4) ont semé l'engrais en lignes d'une certaine profondeur et cet engrais aggloméré au voisinage des racines au lieu d'être uniformément réparti a toujours donné un excédent de rendement.

Ces auteurs ont en somme confirmé sur ce point les vues de Gasparin. Le célèbre agronome, il y a déjà plus de cinquante ans de cela, faisait remarquer avec beaucoup de justesse que les racines des végétaux ne peuvent occuper qu'une partie du sol cultivé et engraissé, en sorte qu'une quantité notable de principes fertilisants pour une récolte donnée est inutilisée et peut même être perdue pour toujours si l'engrais n'est pas retenu par le sol. Une moindre quantité d'engrais, occupant seulement le cube qu'embrasseraient les racines et se trouvant à proximité de ces dernières, n'exposerait pas à une aussi grande perte, c'est ce qui a lieu, par exemple, dans la plantation par poquets utilisée par les jardiniers. Chaque plante, chaque touffe, s'y trouve entourée de très près par la quantité d'engrais qui lui est nécessaire.

En ce qui concerne l'alimentation des êtres, une question fort importante se pose. Est-il possible de faire développer un animal ou une plante dans un *milieu absolument stérile*, c'est-à dire totalement dépourvu de germes ? Cette question a été beaucoup discutée notamment en physiologie animale ; mais il semble bien que dans ce domaine, on puisse répondre par l'affirmative (Dr Charrin, etc.).

Pour ce qui est des plantes nons devons citer une expérience très intéressante de KOCHS (5) sur des espèces diverses telles que le Cresson, le Haricot, le Blé, etc. Des graines de ces espèces, préalablement stérilisées, ont été ensemencées dans des milieux privés de germes et elles ont pu vivre ainsi pendant quatorze mois sans présenter aucun phénomène de fermentation ou de putréfaction. Étaient-elles encore stériles après ce laps de temps, c'est ce qui n'a pas été vérifié. Toutefois, une expérience plus ancienne, de Dixon, montre que des tissus peuvent végéter et être en état de stérilité complète. Cet auteur a cueilli une prune presque mûre et l'a lavée au sublimé; il l'a introduite ensuite dans une éprouvette renversée sur le mercure. Or, au bout de trois mois de séjour à une température assez élevée, le fruit était resté complètement stérile.

(1) Berthault : Annales agronomiques, XXVI, p 419.

(2) Dehérain : *Chimie agricole*. p. 908.

(3) Schlœsing : C. R. CXV, pp. 698. 768. 1892

(4) Prunet : C. R CXVIII p 653 et Revue générale de Botanique, VII, p 260. 1894.

(5) Kochs: *Gibt es ein Zelleben ohne Micro-organismus?* (Biol. Centralbl. 1894).

Digitized by Google

Depuis les recherches de Sachs, Hartig, Bœhm, von Hœhnel, Strasburger, Vesque, etc , on a fait bien peu de travaux sur la circulation des liquides absorbés qui constituent la sève brute et sur celle de ces mêmes liquides, transformés dans les organes assimilateurs en sève élaborée.

Selon Czapeck (1), on peut trouver dans le liber très différencié des Angiospermes trois systèmes de tissus : 1° un qui sert au transport des produits et qui est constitué par les tubes criblés et les cellules cambiformes; 2° un système d'absorption formé par les cellules compagnes et qui sert d'intermédiaire aux tubes criblés et aux tissus de réserve; 3° le parenchyme des rayons médullaires, dans lequel s'accumulent les produits. Le liber entier sert de voie de conduction pour toutes les substances, mais les hydrates de carbone et l'huile ne passent que par les tubes criblés et les cellules cambiformes.

Chauveaud (2) a essayé de répondre aux objections faites par Blass au sujet du rôle que jouent les tubes criblés dans la conduction des matières albuminoïdes. Les recherches qu'il a entreprises sur le développement de ces éléments lui permettent d'affirmer que les caractères anatomiques concordent parfaitement pour confirmer l'hypothèse du transport par les tubes criblés.

(1) Czapeck : *Ueber die Leitungswege der organischen Baustoffe in Pflanzenkörper* (Sitz. Ber. Akad. Wien. CVI, p. 117). *Zur Physiologie des Leptomes der Angiospermen* (Bar. d. deut. Bot. Gesell. XV, p. 124).

(2) Chauveaud : *Sur le rôle des tubes criblés* (Revue générale de Botanique, t. IX, p 425. 1897.)

(*A suivre*). Ed. Griffon.

Digitized by Google

TABLE DES ARTICLES ORIGINAUX

Pages

Études sur la tubérisation (avec seize figures dans le texte et trois planches, Pl. 1 à 3), par M. Noel Bernard.

Introduction 5
I. Infection et tubérisation chez les Ophrydées et la Ficaire 17, 58
II. Histoire du *Neottia Nidus-avis* 67, 101
III. Germination des Orchidées 170
IV. Étude de la pomme de terre 139, 269
Résumé général 274

Action de la lumière sur des plantes préalablement étiolées (avec dix figures dans le texte et trois planches, Pl. 4 à 6), par M. H. Ricôme. 26, 72, 120

Une série de feuilles d'Orme à ramification latérale. Nature de cette anomalie, par M. P. Vuillemin 49

Une monstruosité du *Citrus Aurantium* (avec trois figures dans le texte), par M. H. Fockeu 97

Sur le tubercule du *Tamus communis* (avec neuf figures dans le texte), par M. Leclerc du Sablon. 145

Étude sur la photosynthèse et sur l'absorption par la feuille verte des rayons de différentes longueurs d'onde (avec deux planches, Pl. 10 et 11), par M. André Richter . 151, 211

Variations de structure d'une algue verte sous l'influence du milieu nutritif (avec trois planches, Pl. 7 à 9), par MM. L. Matruchot et M. Molliard. 193

I. Caractères microscopiques des cultures . . . 118
II. Étude microscopique.
1° Examen du *Stichococcus* à l'état vivant . 254
2° Examen du *Stichococcus* après fixation et coloration 316
Conclusions 327

Digitized by Google

Pages.

Recherches sur le bois de Conifères des tourbières (avec onze figures dans le texte), par M. L. Géneau de Lamarlière . . 241

I. Étude morphologique 243

1° Bois de conifères récentes 243

2° Bois de conifères des tourbières. . . . 244

II. Étude microchimique 248

1° Cellulose. 249

2° Composés pectiques 300

3° Lignine 304

4° Callose 307

5° Sels minéraux. 308

Conclusions 314

Observations sur la distribution des poils à la surface de la tige chez quelques espèces herbacées (avec cinq figures dans le texte), par M. A. Daguillon 289

L'assimilation chlorophyllienne aux pressions inférieures à la pression atmosphérique (avec cinq figures dans le texte), par M. Jean Friedel

I. Principe de la méthode. Dispositif expérimental. 337

II. La respiration des feuilles dans l'air raréfié est négligeable pour l'étude de l'assimilation. 342

III. Assimilation dans l'air raréfié 347

IV. Influence de la pression relative du gaz carbonique et de la pression totale diminuées chacune isolément 369

V. Influence des variations relatives du volume et de pression. 377

VI. Influence de l'âge des feuilles 380

VII. Action de la pression relative à l'oxygène. . 384

VIII. Action de la pression sur l'assimilation chez une plante entière et chez des feuilles caduques 386

Conclusions. 388

Digitized by Google

Pages

Modifications produites par le gel dans la structure des cellules végétales (avec trois planches, Pl. 12 à 14), par MM. L. MATRUCHOT et M. MOLLIARD 401, 463, 522

Essai sur la localisation de la Daphnine chez le *Daphne Laureola*, par M. W. RUSSELL 420

Influence des blessures sur la formation des matière protéiques non digestibles dans les plantes, par M. J. KOVCHOFF . . 449

Sur la décomposition des matières protéiques dans les plantes, par Mlles H. KARAPÉTOFF et M. SABACHNIKOFF . . 483

Influence de la concentration des solutions sur l'énergie respiratoire et sur la transformation des substances dans les plantes, par M. W. PALLADINE et Mlle A. KOMLEFF. 497

Digitales monstrueuses (avec trois figures dans le texte), par M. H. FOCKEU. 517

Digitized by Google

TABLE DES REVUES

DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS

Pages

Revue des travaux publiés sur les Muscinées depuis le 1er Janvier 1895 jusqu'au 1er Janvier 1900, par M. L. Géneau de Lamarlière (*Suite*).

I. Ouvrages de descriptive et de Géographie botanique (*suite*).

1° Europe.

e) Suède 41
f) Russie 43
g) Belgique. 44
h) Allemagne du Nord 89, 184
i) Allemagne du Sud. 186
j) Autriche. 356
k) Suisse 360
l) Italie. 436
m) Portugal et Espagne 438
n) Serbie 439

Revue des travaux de physiologie et de chimie végétales, parus de 1893 à 1900, par M. E. Griffon (*Suite*).

III. Les principes chimiques contenus dans les végétaux.

1° Matières minérales 45, 92
2° Matières organiques de la série grasse . 92, 138
3° Hydrates de carbone. 141, 189
4° Acides organiques 155
5° Matières organiques de la série aromatique. 156

Digitized by Google

Pages

6° Alcaloïdes 157, 280
7° Matières albuminoïdes et dérivés 281
8° Diastases 285, 333, 364
9° Matières colorantes 364, 391
10° Travaux divers 392

IV. L'aliment.

1° Rôle du carbone et de l'azote organique dans la végétation 395
2° Nitrates et sels ammoniacaux. 398, 440
3° Intervention de l'azote libre dans la végétation. 442
4° Plantes carnivores 544
5° Substances minérales. Travaux divers . . 546

Revue des travaux de paléontologie végétale publiés dans le cours des années 1897-1900, par M. R. Zeiller. 427

I. Ouvrages généraux 428
II. Organismes problématiques et végétaux inférieurs.

A. Organismes problématiques et Algues. . 487
B. Bactériacées et constitution des combustibles fossiles 494, 539

Digitized by Google

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS LE TOME QUATORZIÈME

PLANCHE 1. Ophrydées. Ficaire.

PLANCHES 2 et 3. *Neottia Nidus-avis.*

PLANCHE 4. *Solanum tuberosum.*

— 5. *Ervum Lens.*

— 6. *Ricinus communis ; Perilla nankinensis.*

PLANCHES 7 à 9. *Stichococcus.*

— 10 et 11. Quantité de lumière passant à travers les milieux colorés. — Courbes de distribution de l'énergie (d'après Langley), de l'absorption de la lumière dans la chlorophylle des feuilles et derrière les milieux colorés.

— 12 à 14. Action du gel.

Digitized by Google

TABLE DES ARTICLES ET DES REVUES

PAR NOMS D'AUTEURS

Pages

BERNARD (Noel). Études sur la tubérisation. 5, 58, 101, 170, 219, 269

DAGUILLON (A.). Observations sur la distribution des poils à la surface de la tige chez quelques espèces herbacées 289

FOCKEU (H.). Une monstruosité du *Citrus Aurantium*. . . 97

— Digitales monstrueuses 517

FRIEDEL (Jean). L'assimilation chlorophyllienne aux pressions inférieures à la pression atmosphérique 337, 369

GÉNEAU DE LAMARLIÈRE (L.). Recherches sur le bois de Conifères des tourbières . . 241, 300

— — Revue des travaux publiés sur les Muscinées depuis le 1er Janvier 1895 jusqu'au 1er Janvier 1900 (*suite*). 41, 89, 184 [300, 356, 436

GRIFFON (E.). Revue des travaux de physiologie et de chimie végétales parus de 1893 à 1900 (*suite*). 45, 92, 138 [189, 235, 280, 333, 364, 391, 440, 544

KARAPÉTOFF (Mlle H.) et SABACHNIKOFF (Mlle M.). Sur la décomposition des matières protéiques dans les plantes. 483

KOMLEFF (Mlle A.). (Voyez Palladine.)

KOVCHOFF (J). L'influence des blessures sur la formation des matières protéiques dans les plantes. . . 449

LECLERC DU SABLON. Sur le tubercule du *Tamus Communis* . 145

Digitized by Google

Pages

MATRUCHOT (L.) et MOLLIARD (M.). Variations de structure d'une algue verte sous l'influence du milieu nutritif 193, 254, 316

— Modifications produites par le gel dans la structure des cellules végétales 401, 463, 522

MOLLIARD (Voyez Matruchot).

PALLADINE (W) et KOMLEFF (Mlle A.). L'influence de la concentration des solutions sur l'énergie respiratoire et sur la transformation des substances dans les plantes 497

RICHTER (André). Étude sur la photosynthèse et sur l'absorption par la feuille verte des rayons de différentes longueurs d'onde . . . 151, 211

RICÔME (H.). Action de la lumière sur des plantes préalablement étiolées 26, 72, 120

RUSSELL (W.). Essai sur la localisation de la Daphnine chez le *Daphne Laureola* 420

VUILLEMIN (P.). Une série de feuilles d'Orme à ramifications latérales. Nature de cette anomalie. . . 49

ZEILLER (R.). Revue des travaux de paléontologie végétale parus dans le cours des années 1897-1900. 427, 487, 539

Digitized by Google

TABLE ALPHABÉTIQUE

DES NOMS D'AUTEURS DONT LES TRAVAUX ONT ÉTÉ ANALYSÉS DANS LES REVUES DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS

Explications des abréviations : (*m*) Revue des travaux publiés sur les Muscinées; (*p*) Revue des travaux de paléontologie végétale; (*ph*) Revue des travaux de physiologie et de chimie végétales.

A

Pages

Albo (*ph*) 280
Amann (J.) (*m*). 361
Ammon (L. v.) (*p*). . . . 489
André et Berthelot (*ph*) . . 46
Arnell (H. W.) (*m*) . 41, 42, 43
Arnell (H. W.) et Jensen (C.) (*m*) 41
Arthus (*ph*) 285

B

Bach (A.) (*ph*) 48
Barbey (W.) (*m*) 361
Barbour (E.-H.) (*p*) . . . 489
Barth (*ph*) 240
Bauer (E.) (*m*) 357
Bauer et Schiffner (*m*). . . 357
Béguinot (A.) (*m*) 437
Benecke (*ph*) 549
Berg et Gerber (*ph*) . . . 235
Berthault (*ph*) 553
Berthelot (*ph*) 45
Berthelot et André (*ph*) . . 46
Bertrand (*ph*) . 286, 287, 333, 334
Bertrand (C. E.) (*p*). . 540, 552
Bertrand et Mallèvre (*ph*) . 334
Bevan (*ph*) 191
Blackman et Murray (*p*). . 489
Bleicher (*p*) 490
Bokorny (*ph*) 549

Pages

Bomänsson (Cf.) (*m*) . . 42, 43
Bommer (Ch.) (*p*) 542
Bouffard et Sémichon (*ph*) . 333
Bouilhac (*ph*) 368, 548
Bourquelot (*ph*). 142, 237, 333, 335, 336
Bréal (*ph*) 395
Brenner (*m*). 44
Brizi (C.) (*m*) 437
Bryhn (N.) (*m*). 42
Buchner (*ph*) 286

C

Camus et Gérard (*ph*) . . 336
Capeder (G.) (*p*) 492
Card et Dun (*n*) 493
Carpiaux, Laurent et Marchal (*ph*) 440
Casali (C.) (*m*). 438
Cayeux (L.) (*p*) 493
Chalmot (G. de) (*ph*) . . . 191
Chauveaud (*ph*) 554
Chevastelon (*ph*) 144
Clairbois (P.) et (A.) Mansion (*m*) 44
Clautriau (*ph*) . . 189, 237, 545
Clerici (E.) (*n*) 493
Coss (*ph*) 191
Craft-Hill (*ph*) 286

Digitized by Google

Pages

Culmann (P.) (*m*) 361
Cypers (von V.) (*m*). . . 489
Czapeck (*ph*) 357

D

Dahikulara (*ph*) 281
Dehérain (*ph*) . . 395, 447, 552
Demoussy (*ph*). . 92, 548, 550, 552
Duclaux (*ph*) 285
Dumont (*ph*) 396
Dun et Card (*p*) 493

E

Edwards (A.-M.) (*p*) . . . 493
Effront (*ph*) . . . 142, 285, 336
Ekstam (O.) (*m*) 43
Etard (*ph*) 365
Etheridge (R.) (*p*). . . . 490

F

Familler (I.) (*m*) 187
Felix (J.) (*p*). 434
Fisher (*ph*) 238
Fleurent (*ph*) 284
Frankfurt et Schulze (*ph*) . 140
Friren (A.) (*m*). 186
Fuchs (T.) (*p*) 487

G

Gain (*ph*). 448
Gautier (Armand) (*ph*). 46, 285, 396
Geheeb (A) (*m*). . . . 187, 360
Géneau de Lamarlière (*p*) . 539
Gérard (*ph*) 237
Gérard et Camus (*ph*). . . 336
Gerber (*ph*) 138
Godlewsky (*ph*) 440
Gœbel (*ph*) 544
Gouirand (*ph*) 333
Grandeau (*ph*) 448
Grebe (C.) (*m*) 90, 91
Green (*ph*) 285, 293
Gresley (W S.) (*p*) . . . 543
Grilli (C.) (*m*) 437
Grimme (A.) (*m*) 91

Pages

Groom (*ph*). 48
Guillemare (*ph*) 367
Guinet (A.) (*m*). 361
Gutwinski (*p*) 493

H

Hansteen (*ph*). 399
Haselhoff (*ph*) 550
Heiden-Rostock (*p*) . . . 493
Heinrich (*ph*) 549
Henry (*ph*) 446
Herzog (Th.) (*m*) . . . 186, 187
Heydrich (F.) (*p*) 492
Hiltner et Nobbe (*ph*) . . 447
Hofmeister (*ph*). 191
Hohnel (von Fr.) (*m*). . . 439
Holler (A.) (*m*) 188

I

Ishii (*ph*). 190, 191
Istrati et Œttinger (*ph*) . . 141

J

Jaap (O.) (*m*) 90
Jack (J.-B.) (*m*) . . . 187, 359
Jacquemin (*ph*) 192
Jensen (C.) et Arnell (H. W.) (*m*). 41

K

Kaulfüss (J. S.) (*m*) . . . 187
Kern (F.) (*m*) 359
Kiesow (*p*) 491
Kindberg (N. C.) (*m*). . . 43
Kindberg (N. C.) et Röll (*m*). 436
Kinhosita (*ph*) . . 282, 283, 399
Kochs (*ph*) 553
Kossowitch (*ph*) 443
Küster (*ph*) 144

L

Laborde (*ph*) 333
Laubinger (C.) (*m*). . . . 91
Laurent (Jules) (*ph*) . . . 395

Digitized by Google

Pages

Laurent, Marchal et Carpiaux (*ph*) 440
Leclerc du Sablon (*ph*) . . 138
Lemière (L.) (*p*). 540
Levier (E.) (*m*) 437
Lidforss (*ph*). 143
Lindet (*ph*) 143, 235
Lochenies (G.) (*m*). . . 44
Löske (L.) (*m*) 184
Lœw (O.) (*ph*) 281, 282
Loitlesberger (K.) (*m*). . . 359
Lorch (W.) (*m*). 91
Lorenz v. Liburnau (J) (*p*). . 492
Lœske (L.) (*m*) 184
Lutz (*ph*). 397
Lutzow (G) (*m*). 89
Lyttkens (*ph*) 548

M

Mallèvre et Bertrand (*ph*). . 334
Malpeaux (*ph*) 448
Mansion (A.) et (P.) Clairbois (*m*) 44
Maquenne (*ph*) 551
Marchal, Laurent et Carpiaux (*ph*). 440
Martinand (*ph*). 333
Massalongo (C.) (*m*) 436, 437, 438
Massari (M.) (*m*) . . . 437, 438
Matouschek (Fr.) (*m*). . 359, 439
Mazé (*ph*) . 396, 398, 442, 443, 447
Meschinelli (L.) (*p*). . . . 491
Mesnard (*ph*) 93, 95
Meyer (*ph*) 281
Meylan (C.) (*m*) 361
Micheletti (L) (*m*) 438
Mielke (*ph*) 236
Mikutowicz (J.) (*m*) . . . 44
Molish (*ph*) 367, 368
Müller [Fr.) (*m*). . . . 90, 187
Müller (K.) (*m*) 186
Müntz (*ph*). 399
Murray (G.) et Blackman (*p*). 489

N

Pages

Nobbe (*ph*) 548
Nobbe et Hiltner (*ph*) . . . 447

O

Omelianski (*ph*). 336
Osborne (*ph*) 283
Osterwald (K.) (*m*). . . . 89
Œttinger et Istrati (*ph*) . . 141
Overton (*ph*). 392

P

Palladine (*ph*) 284
Persson (I.) (*m*). 42
Pfeffer (*ph*) 551
Philibert (H.) (*m*) 361
Podpera (*m*). 357
Potonié (Dr H.) (*p*). 428, 430, 434
Prahl (*m*) 90
Prianichnikoff (*ph*). . . . 546
Prianischnikow (*ph*) . . . 282
Prunet (*ph*) 553

R

Radais (*ph*) 368
Renault (B.) (*p*). 494
Ritthausen (*ph*). 142
Robenhorst's (Dr L.-L.) (*m*) . 89
Rodegher (*m*) 436
Röll (J.) (*m*) . . 359, 360, 436, 439
Röll et Kindberg (N. C.) (*m*). 436
Rothpletz (A) (*p*) 493
Rouvier (*ph*) 144

S

Salfeld (*ph*) 447
Saposchnikow (*ph*) . . 400, 401
Schiffner (V.) (*m*) . . . 358, 359
Schiffner et Bauer (*m*) . . 357
Schlœsing (Th.) (*ph*). 446, 546, 549
Schmidt (H.) (*m*) 89
Schott (A.) (*m*) 357
Schubert (R.-J.) (*p*) . . . 488
Schulze (*ph*). 283

Digitized by Google

Pages
Schulze et Frankfurt (*ph*) . 140
Scott (D.-H.) (*p*) 433
Sémichon et Bouffard (*ph*) . 333
Seward (A.-C.) (*p*). . . . 430
Shorey (*ph*) 283
Smith (*ph*) 191
Sollas (W.-J.) (*p*) 488
Solms Laubach (*p*). . . . 492
Sorby (*ph*) 367
Squinabol (S.) (*p*) 488
Staub (M.) (*p*) 487, 488
Stahl (*ph*) 392
Steimmann (G.) (*p*). . . 491, 492
Stephani (F.) (*m*) . 436, 437, 438
Stoklasa (*ph*) . . 141, 448, 547
Stolley (E.) (*p*) 490

T

Taylor (*ph*) 191
Teller (*ph*) 284
Tempère (*p*). 493
Thériot (J.) (*m*). 436
Trabucco (G.) (*p*) 492
Treub (*ph*) 393
Tschirsch (*ph*) 92
Tsuji (*ph*) 191
Tswett (*ph*). 366

U

Pages
Udden (J.-A.) (*p*) 487

V

Vaudin (*ph*). 547
Velenovsky (J.) (*m*) . . . 356
Vignon (Léo) (*ph*) 236
Vines (*ph*) 545

W

Walcott (C.-D.) (*p*). . . . 488
Warnstorf (C.) (*m*). 43, 44, 89, 184
185, 358, 436, 438
Winogradsky (*ph*). . . . 443
Winthrop E. Stone (*ph*) . . 143

Y

Yoshimura (*ph*). 191

Z

Zeiller (R.) (*p*) 431
Zeitsch (*ph*) 364
Zelenetzki (N.) (*m*). . . . 44

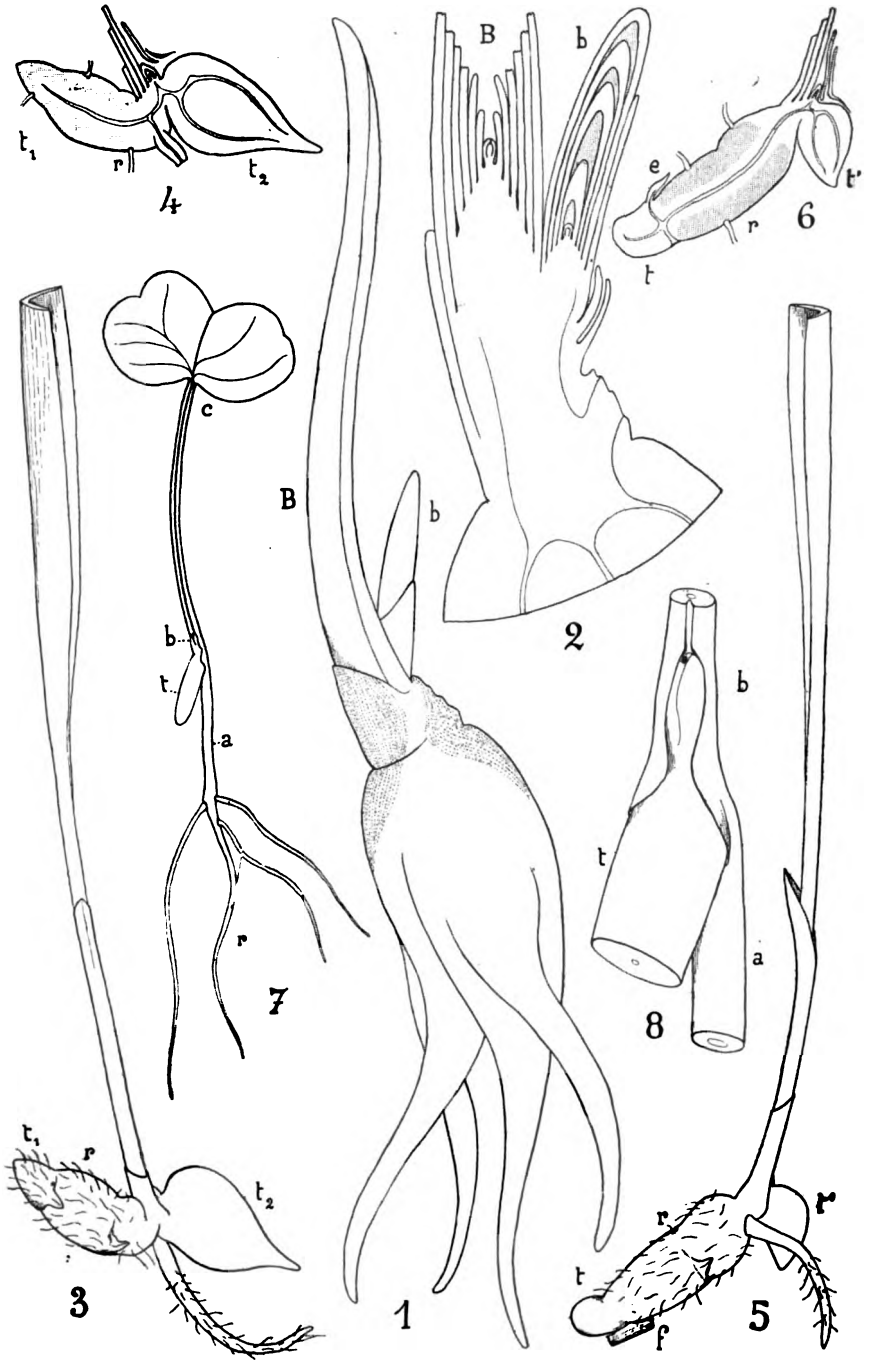
: 435 - Lille, imp. Le Bigot frères

Le Gérant : Th. Clerquin

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

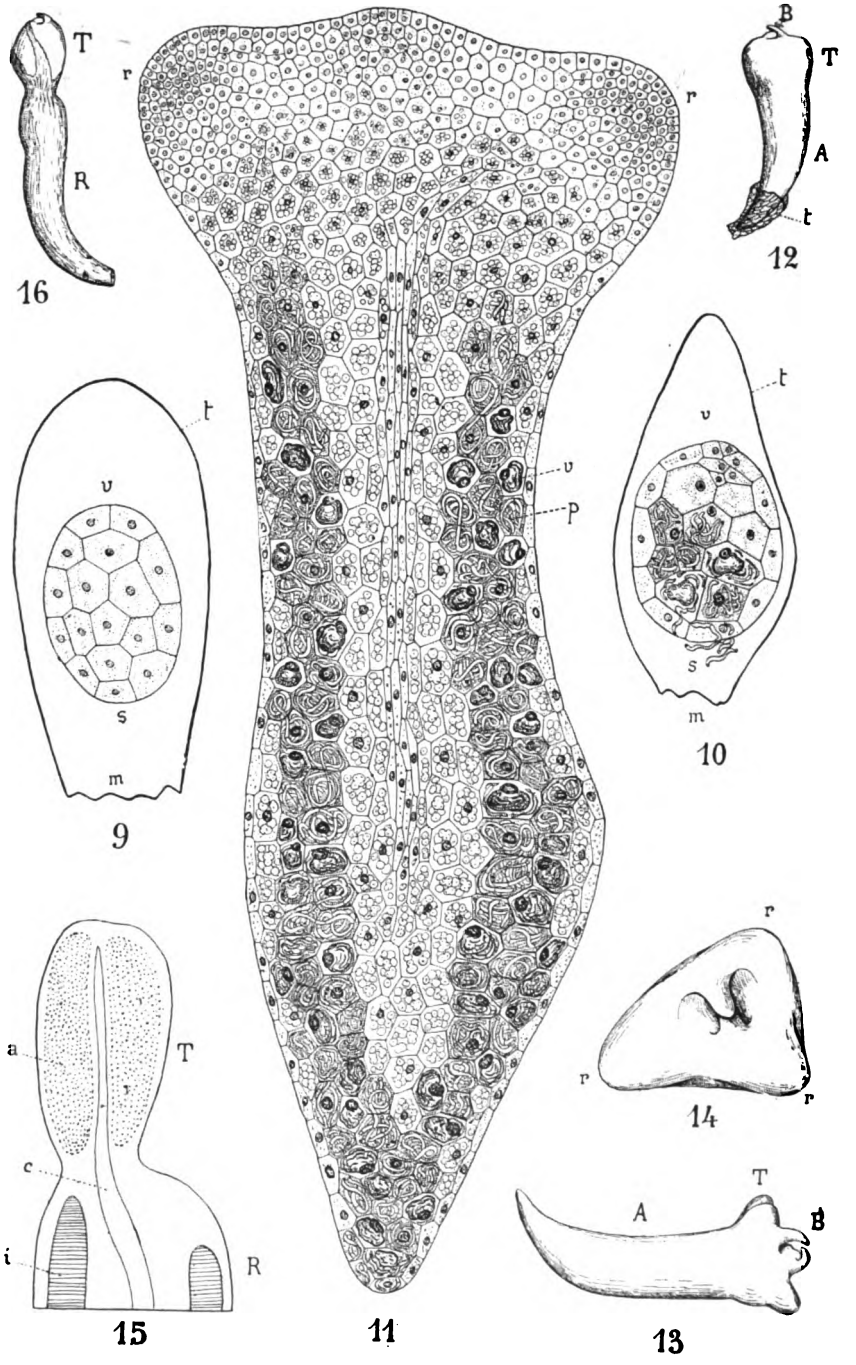


N. Bernard del. *Imp. Le Bigot.* *Bertin sc.*

Ophrydées **(1 à 6).** — ***Ficaire*** **(7 à 8).**

Digitized by Google

Digitized by Google

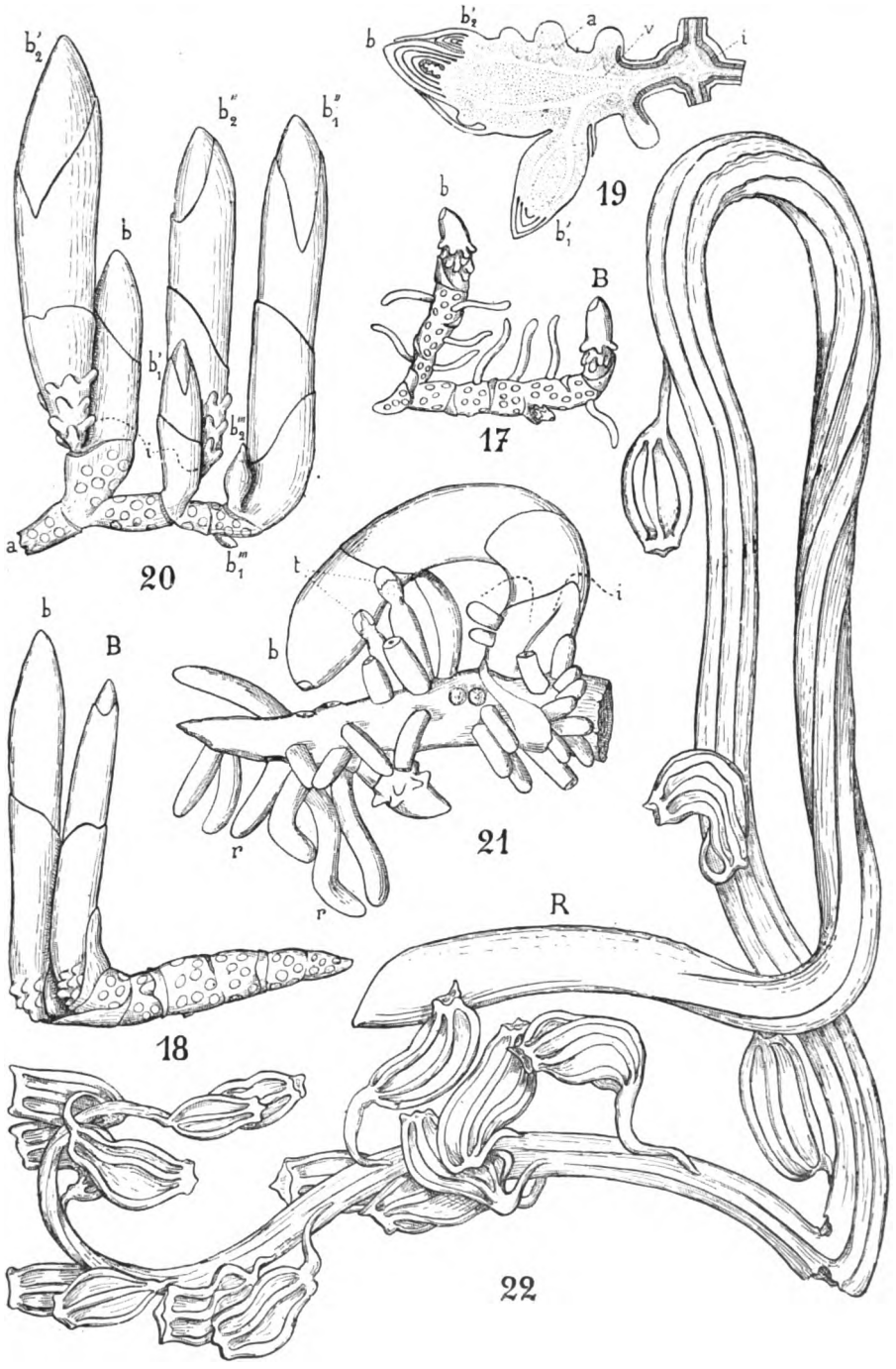


N. Bernard del. *Imp. Le Bigot.* *Bertin sc.*

Neottia Nidus-avis.

Digitized by Google

Digitized by Google

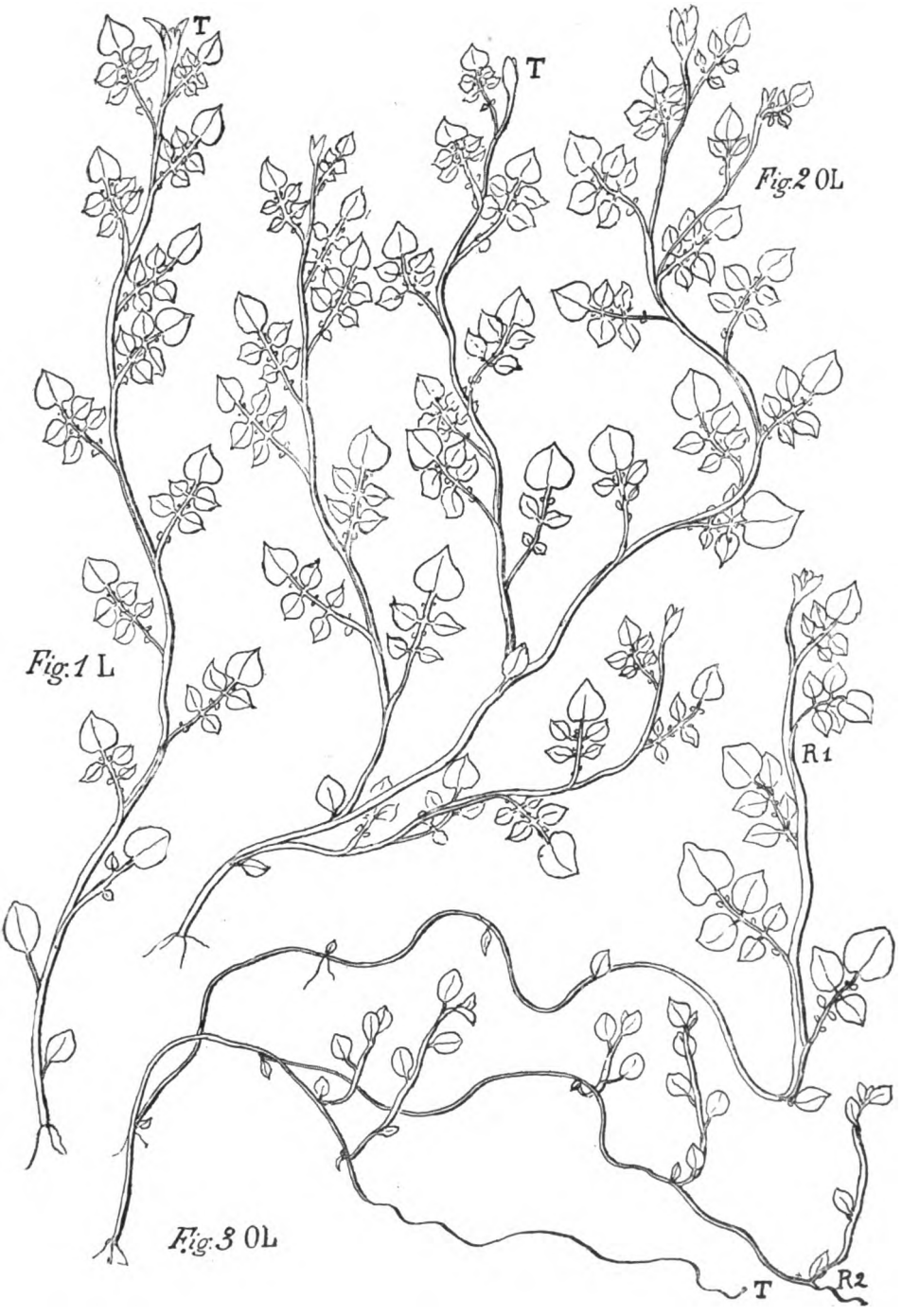


N. Bernard del. *Imp. Le Bigot.* *Bertin sc.*

Neottia Nidus-avis.

Digitized by Google

Digitized by Google



H. Ricôme del *Imp. Le Bigot frères.* *Bertin sc.*

Solanum tuberosum.

Digitized by Google

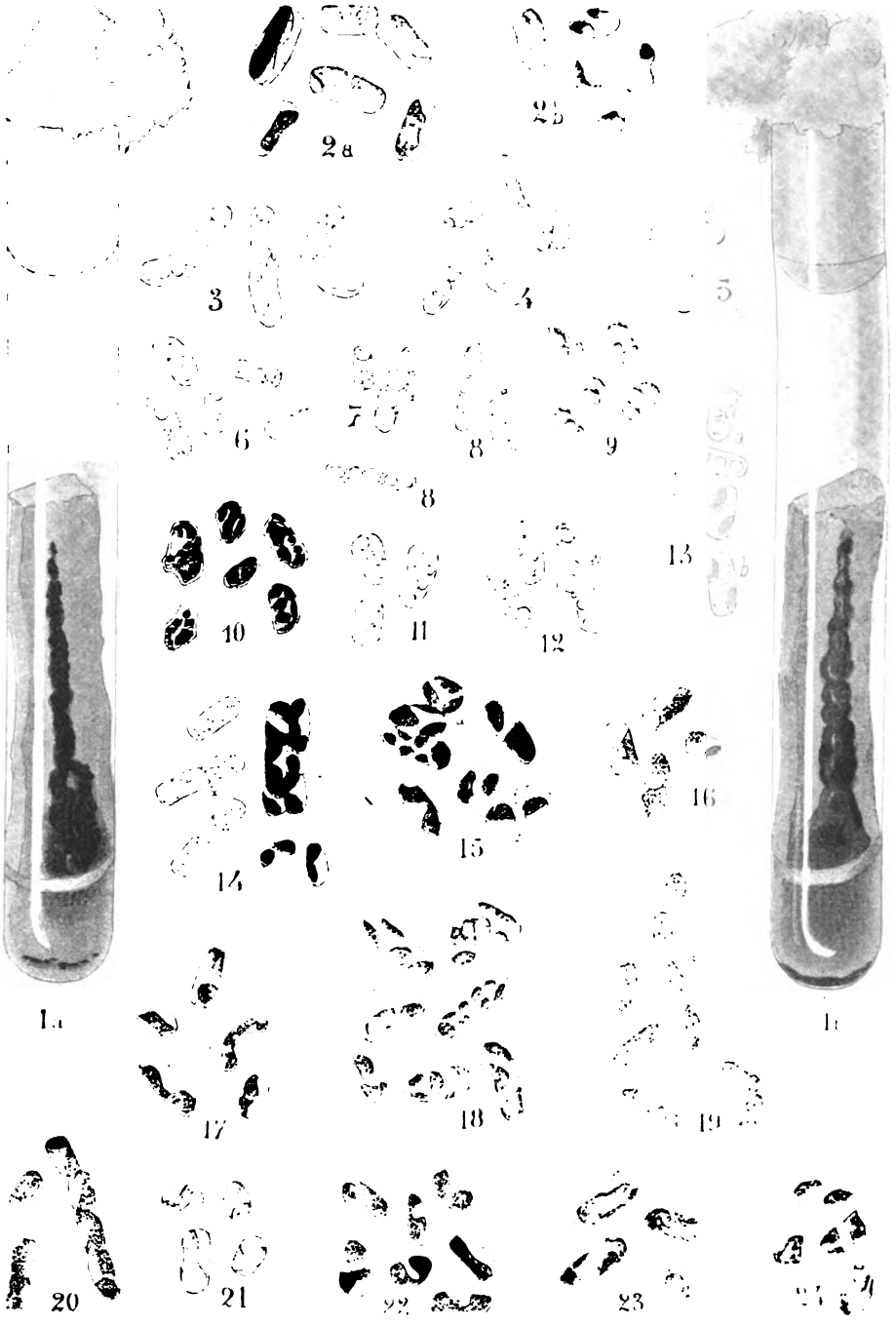
Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

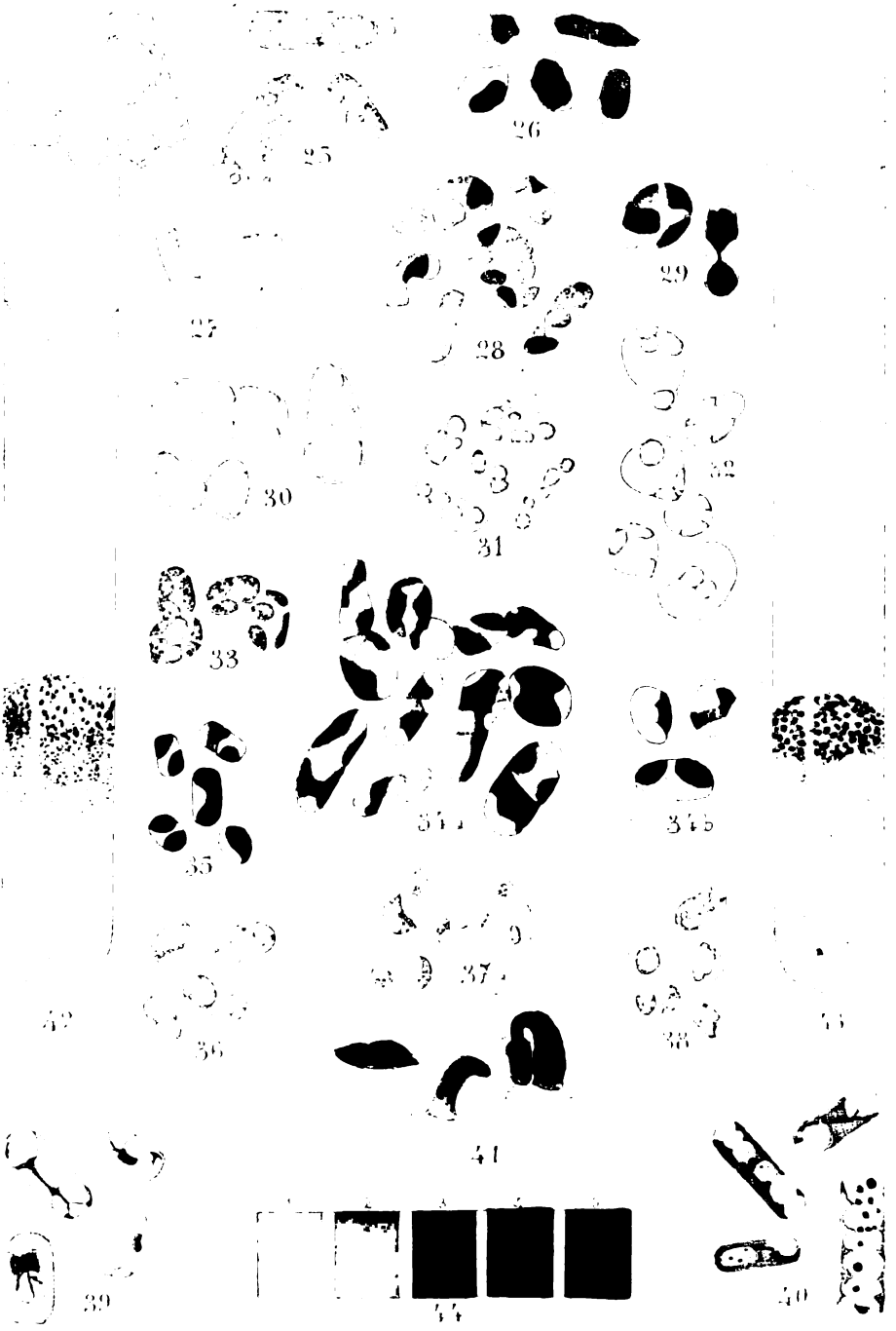
Digitized by Google



STICHOCOCCUS

Digitized by Google

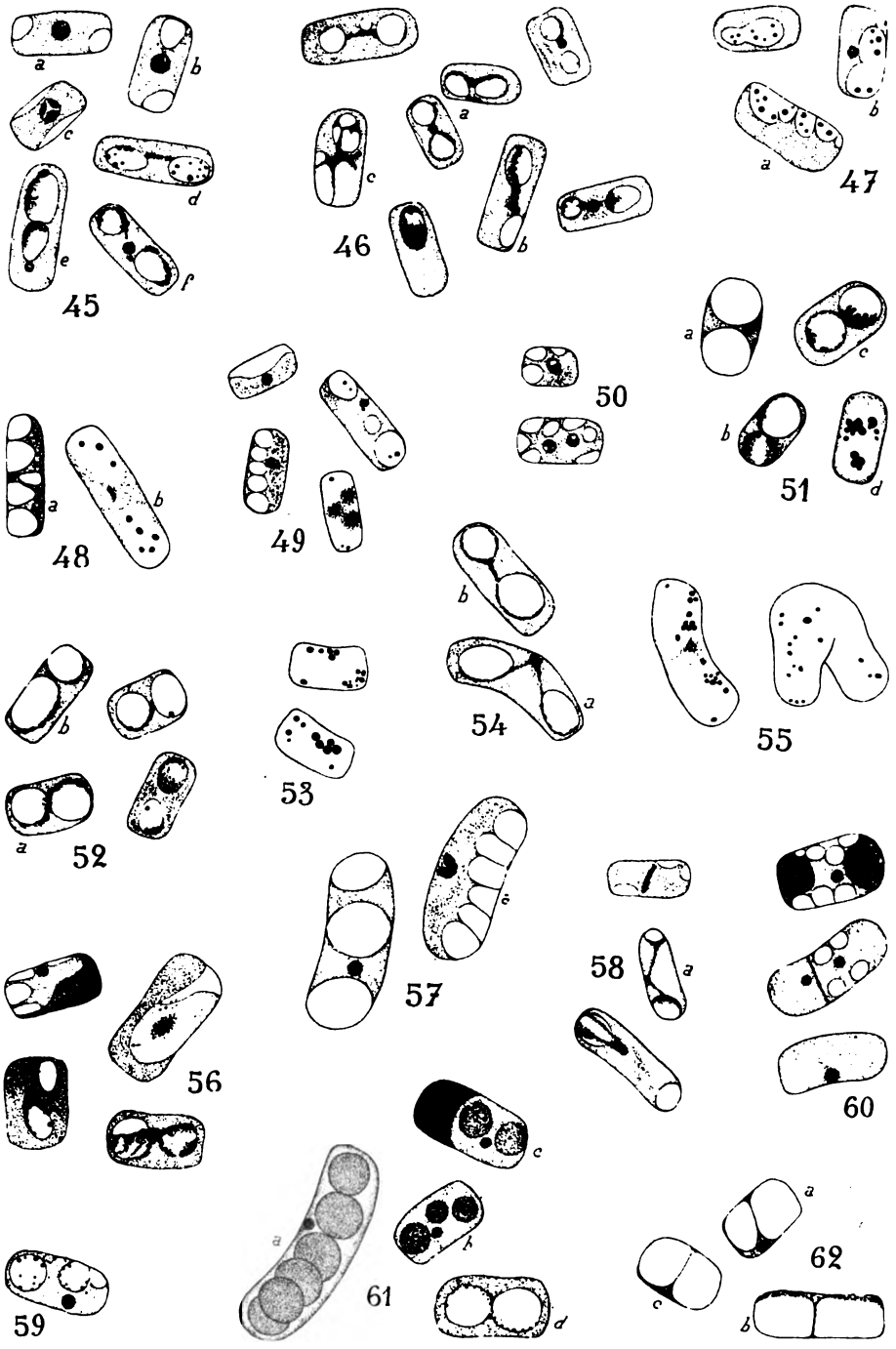
Digitized by Google



STICHOCOCCUS

Digitized by Google

Digitized by Google

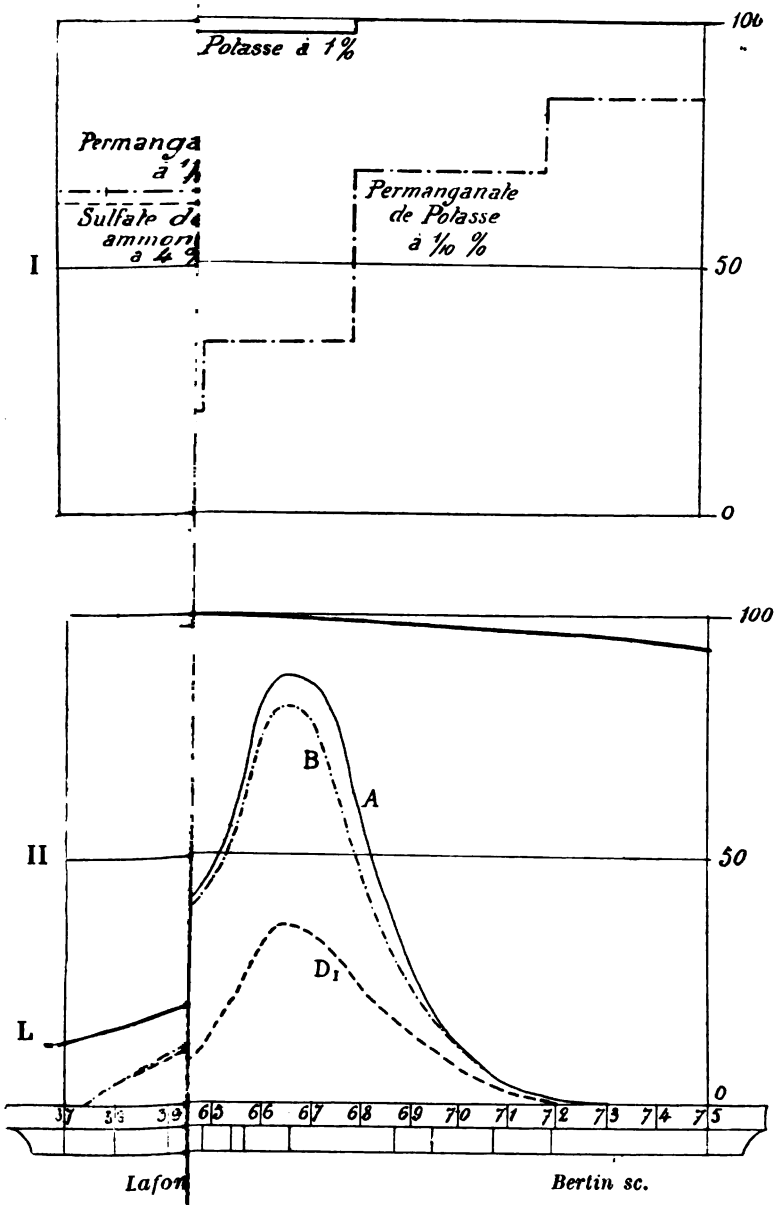


Matr. et Moll. del. *Phot. Bertin et Cie.*

STICHOCOCCUS

Digitized by Google

Digitized by Google

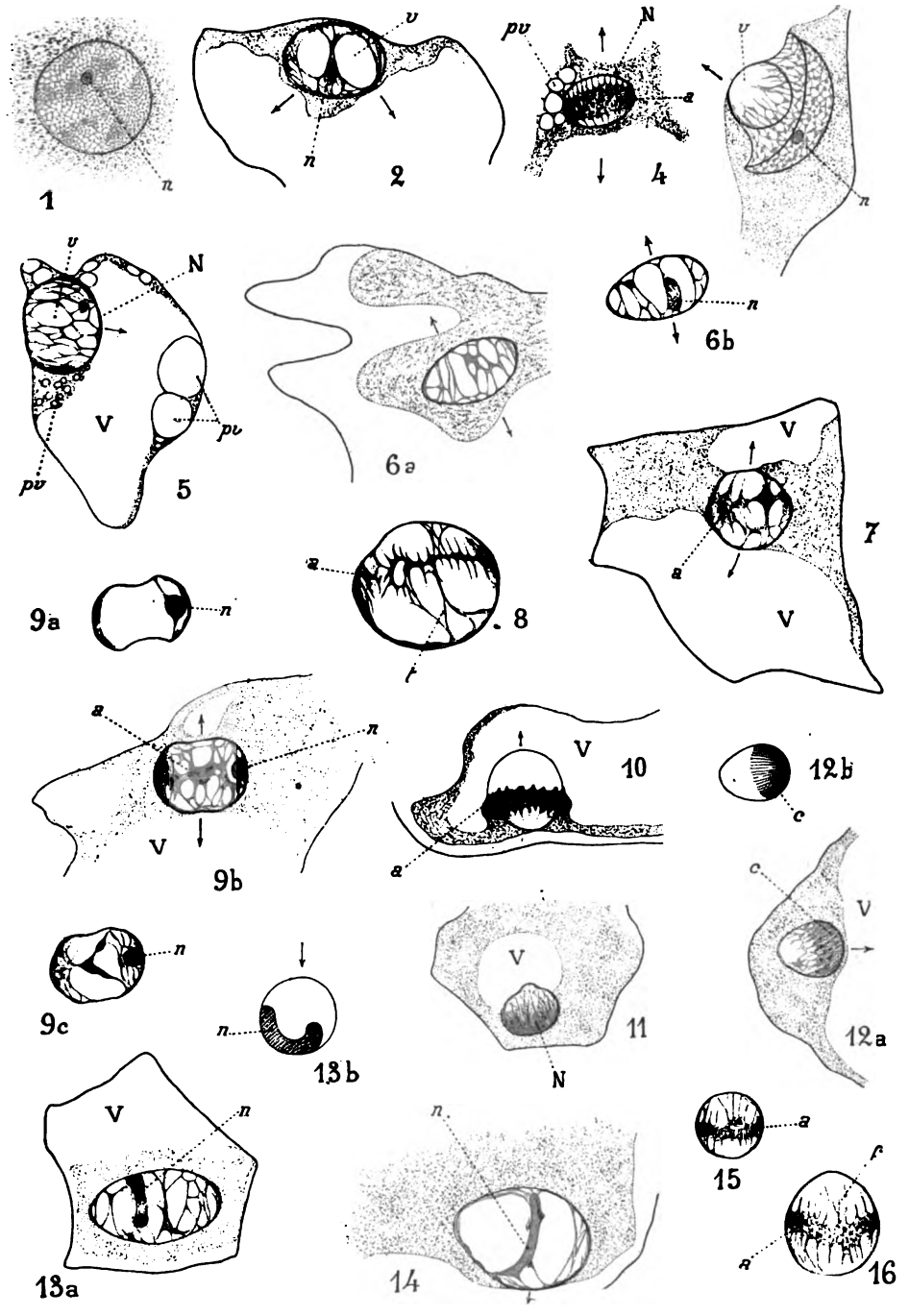


I. — Qu

II. — L chlorophylle des feuilles sur lesquelles on a

Digitized by Google

Digitized by Google



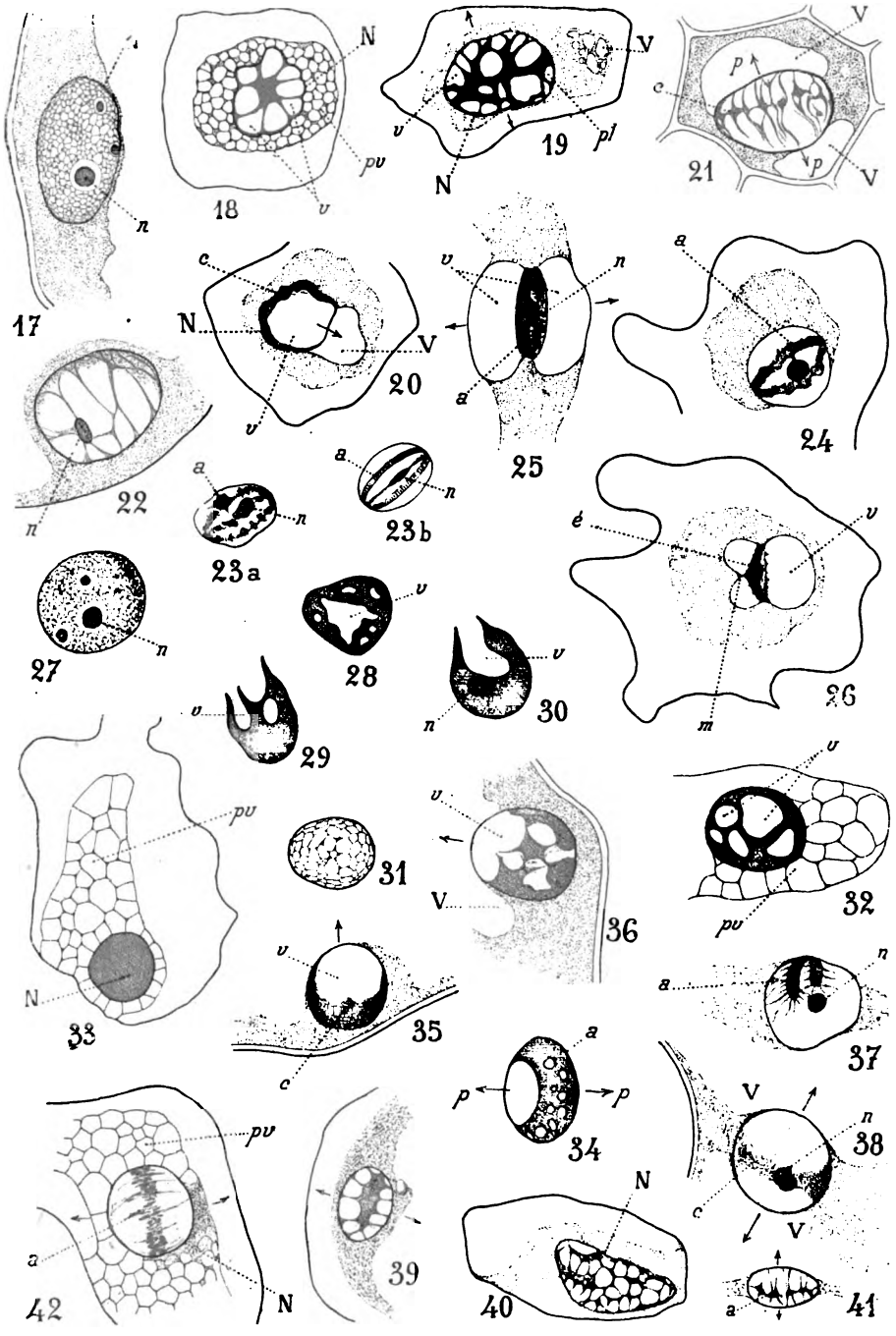
Matr. et Moll. del.

Phot. Bertin et Cie

ACTION DU GEL

Digitized by Google

Digitized by Google

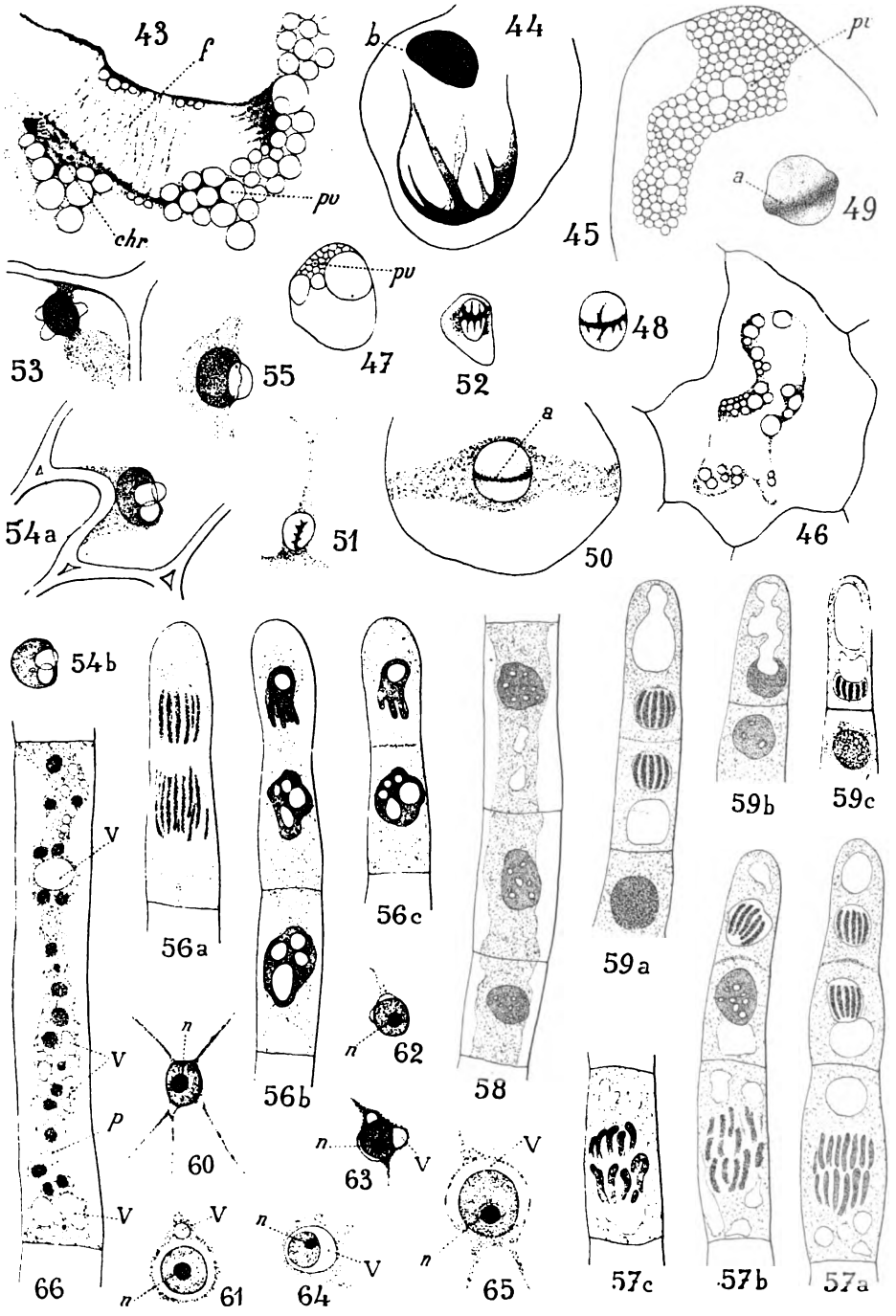


Matr. et Moll. del. *Phot. Bertin et Cie.*

ACTION DU GEL

Digitized by Google

Digitized by Google



Matr et Moll. del. *Phot. Bertin et Cie.*

ACTION DU GEL

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google